

annales de l'amélioration des plantes

Bimestriel

1979

Vol. 29 - N° 2

inra

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

A8 29 (2), 111-228 (1979)

AAP29.2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS, Tél. : 551-41-09.

Directeur général : J. POLY

Annales agronomiques.

- L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
- P. CHARTIER, Chef du Département de Bioclimatologie, C.N.R.A., Versailles.
- J. MAMY, Chef du Département de Science du Sol, C.N.R.A., Versailles.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A., 11, rue Jean-Nicot 75007 Paris.

Annales de Phytopathologie.

- A. COLÉNO, Chef du Département de Phatologie Végétale, I.N.A., Paris Cedex 75231.

Annales de Zoologie-Écologie animale.

- B. HURPIN, Che du Département de Recherches de Zoologie, 78280 Guyancourt.

Annales de Zootechnie.

- A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas

Annales de Technologie agricole.

- P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
- A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés C.E.R.D.I.A. Le Noyer-Lambert, 91300 Massy.
- B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Viande, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas.
- A. BOURDET, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la Qualité des Blés, I.N.R.A., 16, rue N.-Fortin, 75013 Paris.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C.N.R.F., 54280 Seichamps.
- J. PARDE, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production. C.N.R.F., 54280 Seichamps.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas.
- B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C.N.R.Z., 78350 Jouy-en-Josas.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I.N.R.A.-Deutscher-Imkerbund).

- J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures-sur-Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

- P. LARVOR, Directeur du laboratoire des Maladies métaboliques, Theix, Saint-Genès-Champanelle 63110 Beaumont.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

C. THIBAUT, Directeur de Recherches à l'I.N.R.A.
Administration et secrétariat de la Rédaction à l'adresse suivante : Secrétariat des A.B.A.B.B., C.N.R.Z., 78350 JOUY-EN-JOSAS.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I.N.R.A., route de Saint-Cyr, 78000 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22



annales de l'amélioration des plantes

Bimestriel

1979

Vol. 29 - N° 2

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

Application du concept de valeur variétale à la théorie de la sélection de variétés synthétiques chez les diploïdes et les autopolyploïdes

A. GALLAIS

*Station d'Amélioration des Plantes fourragères,
I.N.R.A., 86600 Lusignan*

Résumé

La définition des effets génétiques pour la valeur en test et la valeur en synthèse d'un ou plusieurs génotypes permet de donner pour les diploïdes et les autopolyploïdes une expression générale du progrès génétique d'une part pour l'amélioration en valeur variétale d'une population par sélection récurrente, et d'autre part pour la création variétale directe. Il en résulte une expression très simple de la variance entre variétés. Différentes méthodes de sélection récurrente et de création variétale peuvent ainsi être envisagées.

Introduction

La valeur des meilleures variétés synthétiques qu'il est possible de développer à partir d'une population dépend d'une part de la valeur variétale de cette population, moyenne de toutes les variétés possibles du type considéré, et d'autre part de la variance génétique de ces variétés (GALLAIS, 1974c). Dans une stratégie optimale de sélection et de création de variétés, le sélectionneur devrait agir à ces deux niveaux. Pour réaliser un compromis entre une efficacité à long terme, exploitant au mieux la variabilité génétique, et la nécessaire efficacité à court terme, il devrait retenir un schéma dont l'axe central serait formé par l'amélioration par sélection récurrente de l'aptitude de son matériel à donner de bonnes variétés et qui pourrait se ramifier à n'importe quel cycle vers la création variétale (GALLAIS, 1977a, 1978a).

L'étude théorique d'un tel schéma pour la création de variétés synthétiques n'a encore été que peu développée. En termes d'effets génétiques, nous avons donné (GALLAIS, 1967) une expression générale de la moyenne de toutes les variétés synthétiques, pour un nombre de parents donné, qui peuvent être tirées d'une

population; cette moyenne représente la valeur variétale de la population. L'action directe sur cette moyenne par une sélection récurrente appropriée n'a été envisagée que relativement récemment (WRIGHT, 1974; GALLAIS, 1974c, 1977a). Il semble pourtant évident qu'une sélection récurrente doit être adaptée au type de variétés à développer. Cette approche est devenue possible par l'introduction de la notion d'aptitude générale à la synthèse (WRIGHT, 1974) ou plus généralement d'aptitude à la synthèse (GALLAIS, 1975a) et sa généralisation par le concept de valeur variétale (GALLAIS, 1978a, 1979). Les études mêmes de variance entre variétés synthétiques (HILL, 1971; GALLAIS, 1974c) pourront être abordées d'une façon plus simple grâce à ce concept.

WRIGHT (1978) a présenté une étude de la sélection des variétés synthétiques, par l'utilisation de ce concept avec les hypothèses de biallélisme et d'absence d'épistasie. Notre approche est plus générale et peut permettre d'envisager multiallélisme, épistasie et autopolyploïdie. Le but de cet article est donc de montrer une application de formules déjà développées (GALLAIS, 1979) à la sélection des variétés synthétiques, dans le cas de diploïdie et d'autopolyploïdie en l'absence de consanguinité du matériel de départ. Nous envisagerons l'étude d'une part du progrès de la valeur en synthèse d'une population soumise à différents schémas de sélection récurrente et d'autre part de la valeur des meilleures variétés synthétiques dérivables de cette population.

1. — Rappel de la définition des aptitudes à la synthèse

Soit une variété synthétique à 4 parents I, J, K, L issus d'une même population, on peut écrire pour la décomposition de la valeur S_{IJKL} de cette variété, un modèle factoriel (GALLAIS, 1975a) :

$$S_{IJKL} = \mu_S + a_I + a_J + a_K + a_L + d_{IJ} + d_{IK} + d_{IL} + d_{JK} + d_{JL} + d_{KL} \\ + t_{IJK} + t_{IJL} + t_{IKL} + t_{JKL} + q_{IJKL}$$

μ_S est la moyenne de toutes les variétés possibles à 4 parents (k dans le cas général), c'est la valeur variétale de la population;

a_I est la moyenne (l'espérance) de toutes les variétés à 4 parents avec le parent I; c'est l'aptitude générale à la synthèse (A.G.S.) du parent I;

$$a_I = E_{JKL}(S_{IJKL}) - \mu_S$$

d_{IJ} , t_{IJK} , q_{IJKL} sont définies comme des aptitudes spécifiques à la synthèse (A.S.S.) respectivement de 1^{er}, 2^e et 3^e ordre; elles sont définies comme des interactions, à partir des effets combinés de 2, 3, 4 parents. Par exemple :

$$d_{IJ} = E_{KL}(S_{IJKL}) - a_I - a_J - \mu_S \\ t_{IJK} = E_L(S_{IJKL}) - d_{IJ} - d_{IK} - d_{JK} - a_I - a_J - a_K - \mu_S$$

A chaque paramètre il est possible d'associer une variance et nous poserons :

$$\sigma_{a_S}^2 = E(a_I^2) \\ \sigma_{d_S}^2 = E(d_{IJ}^2) \\ \sigma_{t_S}^2 = E(t_{IJK}^2)$$

d'où, par suite de l'absence de covariance entre les effets a , d , t , q (par construction du modèle factoriel)

$$\sigma_s^2 = k\sigma_{as}^2 + \binom{k}{2} \sigma_{ds}^2 + \binom{k}{3} \sigma_{ts}^2 + \binom{k}{4} \sigma_{qs}^2 \quad (1)$$

$\binom{k}{n}$ représentant le nombre de combinaisons de k objets pris n à n .

Chez les diploïdes en l'absence d'interactions entre plus de 2 gènes (allèles ou non) les A.S.S. entre plus de 2 parents seront nulles (GALLAIS, 1978a). Donc quelle que soit la consanguinité des parents, la variance entre variétés synthétiques pourra toujours s'écrire sous la forme :

$$\sigma_{s_{2n}}^2 = k\sigma_{as}^2 + \binom{k}{2} \sigma_{ds}^2$$

Chez les tétraploïdes sans restriction sur les interactions entre allèles, il est clair que pourront exister les A.S.S. entre 2, 3 et 4 parents. Et même avec des épistasies ne faisant pas intervenir plus de 4 gènes, il sera toujours possible d'écrire

$$\sigma_{s_{4n}}^2 = k\sigma_{as}^2 + \binom{k}{2} \sigma_{ds}^2 + \binom{k}{3} \sigma_{ts}^2 + \binom{k}{4} \sigma_{qs}^2$$

2. — Formulation générale du progrès en valeur variétale d'une population

Le progrès en valeur variétale d'une population peut s'écrire par simple application du principe de prévision linéaire (GALLAIS, 1977a) :

$$\mu_{V_n} - \mu_{V_{n-1}} = (\mu_{V_{n-1,1}} - \mu_{V_{n-1}}) + i\theta k \frac{\text{cov } \mathcal{T}_P(G), \mathcal{M}_{PV}(G)}{\sqrt{\text{var } \mathcal{T}_P(P)}} \quad (2)$$

μ_{V_n} étant la valeur variétale de la population à la génération, obtenue par sélection à la génération $n - 1$;

$\mu_{V_{n-1,1}}$ la valeur variétale à la génération n , sans sélection à la génération $n - 1$, i est l'intensité de sélection en unités standard,

θ représente le degré de contrôle de la sélection sur les 2 sexes ($\theta = 1$ ou 2);

k est le nombre de parents de la variété; $\mathcal{T}_P(G)$ est la valeur de l'unité G (individu) selon le critère de test $\mathcal{T}_P$; $\mathcal{M}_{PV}(G)$ est la valeur variétale des enfants de l'unité G (obtenus par intercroisement), $\text{cov } \mathcal{T}_P(G), \mathcal{M}_{PV}(G)$ représente la covariance entre ces 2 dernières quantités et $\text{var } \mathcal{T}_P(P)$ est la variance phénotypique entre les unités sélectionnées selon le critère de test $\mathcal{T}_P$.

Le progrès en valeur variétale a donc deux origines : un effet du système de reproduction utilisé pour produire la variété sans sélection, et un effet de la sélection. Cette expression est très générale quels que soient les effets génétiques et le degré de ploïdie. Pour préciser le progrès génétique sur plusieurs cycles, il faut définir les effets génétiques associés au critère de test et à la valeur en synthèse.

3. — Définition des effets génétiques pour la valeur en test et la valeur en synthèse

3.1. — Au niveau de la population panmictique

3.1.1. — Cas de diploïdie

Définition des effets génétiques pour la valeur en synthétique

Soit une table d'association 2 à 2 des allèles d'une population panmictique en équilibre. L'effet additif classique (α_i) d'un gène A_i est défini comme la valeur moyenne de tous les génotypes possédant ce gène. Si la valeur d'un génotype est remplacée par l'aptitude générale à la synthèse, alors il est possible de définir pour un gène A_i un nouvel effet additif pour la valeur en synthétique, soit α_{is} .

Compte tenu de l'expression de l'A.G.S. (GALLAIS, 1978a), il en résulte :

$$\alpha_{is} = (1/k) \{ \alpha_i + (1/4k) (\beta_{ii} - E(\beta_{ii})) \} \quad (3)$$

Il y a donc un résidu de dominance qui sera, pour un génotype hétérozygote (ou plus exactement non consanguin) :

$$\beta_{ijs} = (1/2k^2) \beta_{ij} \quad (4)$$

et pour un génotype homozygote :

$$\beta_{iis} = (1/2k^2) (\beta_{ii} - E(\beta_{ii}))$$

Ces différents effets peuvent d'ailleurs être définis directement à partir des valeurs génotypiques en synthèse. Soit V_{ij} la valeur en synthèse d'un génotype $A_i A_j$ (centrée par rapport à la moyenne μ de la population) :

$$\begin{aligned} \alpha_{is} &= \sum_j p_j V_{ij} \\ \beta_{ijs} &= V_{ij} - \alpha_{is} - \alpha_{js} \end{aligned}$$

La variance des valeurs génotypiques en synthèse peut donc s'écrire :

$$\sigma_{AGS}^2 = \sigma_{AS}^2 + \sigma_{DS}^2$$

avec

$$\sigma_{AS}^2 = 2E(\alpha_{is}^2), \quad \sigma_{DS}^2 = E(\beta_{ijs}^2)$$

Il est de même possible de définir les effets d'épistasie. Pour simplifier nous ne considérons que l'épistasie de type additif $\times$ additif. Dans ce cas, i et k représentant 2 gènes non allèles :

$$(\alpha\alpha)_{iks} = (1/k^2) (\alpha\alpha)_{ik} \text{ et } \sigma_{AAS}^2 = 4E(\alpha\alpha)_{iks}^2$$

avec

$$(\alpha\alpha)_{iks} = \sum_j \sum_l p_j p_l V_{ijkl} - \alpha_{is} - \alpha_{ks}$$

V_{ijkl} représentant la valeur en synthèse d'un génotype $A_i A_j B_k B_l$.

Si maintenant nous considérons une table de croisement diallèle de génotypes, et que la valeur attribuée à chaque croisement soit sa valeur en synthèse, alors il est possible de définir les effets génotypiques principaux comme des effets

d'aptitude générale à la combinaison pour la valeur en synthèse, et les effets d'interactions comme des effets d'aptitude spécifique à la combinaison pour la valeur en synthèse.

Définition des effets génétiques pour la valeur en test

La valeur en test peut être comparée à la valeur variétale; elle exprime la valeur d'un génotype selon un critère de test donné qui peut faire intervenir différents systèmes de reproduction (autofécondation, croisement...) et même la création de variétés. Dans le cas où un génotype est testé en combinaison avec d'autres génotypes, nous définissons la valeur génotypique en test comme la contribution de ce génotype à la valeur de la descendance. Des effets génétiques analogues à ceux définis pour la valeur variétale peuvent alors être définis (GALLAIS, 1979). Ainsi d'une façon générale, la valeur en test d'un génotype $A_i A_j$, s'écrit :

$$\mathfrak{V}(A_i A_j) = \mu_T + \alpha_{iT} + \beta_{ijT}$$

Aux effets d'additivité (α_{iT}) et de dominance β_{ijT} peuvent être associées des variances $\sigma_{AT}^2 = 2E(\alpha_{iT}^2)$, $\sigma_{DT}^2 = E(\beta_{ijT}^2)$. Dans ce qui suit nous aurons surtout à considérer les covariances entre ces effets et ceux définis pour la valeur en combinaison variétale, soit : $2E(\alpha_{iT} \alpha_{iS}) = \sigma_{ATAS}$

$$E(\beta_{ijT} \beta_{ijS}) = \sigma_{DTDS}$$

Il serait aussi possible d'introduire les effets d'épistasie.

3.1.2. — *Cas des autotétraploïdes*

L'A.G.S. d'un génotype I est par définition :

$$AGS_I = E_{JKL} \dots (S_{IJK} \dots) - \mu_S$$

I, J, K... représentant les parents de la variété S et μ_S la moyenne de toutes les variétés à k parents.

Considérons alors un génotype I non consanguin $A_i A_j A_k A_l$. Nous allons exprimer son A.G.S. en fonction des effets génétiques du modèle classique de décomposition factorielle de la valeur génotypique. Limitons pour simplifier, les interactions entre allèles au 1^{er} ordre. Avec k_V parents il y a donc dans une variété synthétique $4k$ classes de gènes homologues non identiques. La valeur centrée d'une synthétique particulière peut s'écrire :

$$S_{IJK} \dots - \mu_S = 4\bar{\alpha}_{IJK} \dots + 6(\bar{\beta}_{IJK} \dots - E(\bar{\beta}))$$

$\bar{\alpha}$ représentant l'effet additif moyen de tous les gènes allèles présents et $\bar{\beta}$ l'effet de dominance moyen :

$$\begin{aligned} \bar{\alpha}_{IJK} \dots &= \frac{\alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l + \dots + \alpha_x + \dots}{4k} \\ \bar{\beta}_{IJK} \dots &= (1/4k) \left(\frac{\beta_{ii} + \beta_{jj} + \beta_{kk} + \beta_{ll} + \dots + \beta_{xx}}{4k} \right) \\ &\quad + (3/4k) \left(\frac{\beta_{ij} + \beta_{ik} + \beta_{il} + \beta_{jk} + \beta_{jl} + \beta_{kl} + \dots + \beta_{xy} + \dots}{6k} \right) \end{aligned}$$

d'où

$$\text{AGS}_I = 4E_{JKL} \dots (\bar{\alpha}_{IJKL} \dots) + 6E_{JKL} \dots (\bar{\beta}_{IJKL} \dots)$$

or :

$$E_{JKL} \dots (\bar{\alpha}_{IJKL} \dots) = (1/4k) (\alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l) \text{ car } E_x(\alpha_x) = 0 \text{ (si } x \neq i, j, k, l)$$

et

$$\begin{aligned} E_{JKL} \dots (\bar{\beta}_{IJKL} \dots) &= (1/16k^2) (\beta_{ii} + \beta_{jj} + \beta_{kk} + \beta_{ll} + 4(k-1)E(\beta_{ii})) \\ &\quad + (3/24k^2) (\beta_{ij} + \beta_{ik} + \beta_{il} + \beta_{jk} + \beta_{jl} + \beta_{kl}) \\ &\quad \text{car } E(\beta_{xy}) = 0 \text{ (si } x \text{ et } y \neq i, j, k, l) \end{aligned}$$

$$E(\beta) = (1/4k)E(\beta_{ii})$$

Il en résulte :

$$\begin{aligned} \text{AGS}_{ijkl} &= (1/k) (\alpha_i + \alpha_j + \alpha_k + \alpha_l) + (3/8k^2) (\beta_{ii} + \beta_{jj} + \beta_{kk} + \beta_{ll} - 4E(\beta_{ii})) \\ &\quad + (3/4k^2) (\beta_{ij} + \beta_{ik} + \beta_{il} + \beta_{jk} + \beta_{jl} + \beta_{kl}) \end{aligned} \quad (5)$$

or

$$\alpha_{is} = E_{jkl}(\text{AGS}_{ijkl})$$

$$\text{d'où } \alpha_{is} = (1/k) \{ \alpha_i + (3/8k) (\beta_{ii} - E(\beta_{ii})) \}, \quad \beta_{ijs} = (3/4k^2) \beta_{ij}$$

Soit pour un degré d'autopolyploidie v :

$$\begin{aligned} \alpha_{is} &= (1/k) \left\{ \alpha_i + \frac{2v-1}{4vk} (\beta_{ii} - E(\beta_{ii})) \right\} \\ \beta_{ij} &= \frac{2v-1}{2vk^2} \beta_{ij} \end{aligned}$$

Le calcul des paramètres dans le cas général, sans limite sur les interactions entre allèles est donné en annexe.

La variance génotypique des valeurs en synthétique peut alors s'écrire dans ce cas :

$$\begin{aligned} \sigma_{\text{AGS}}^2 &= \sigma_{\text{AS}}^2 + \sigma_{\text{DS}}^2 + \sigma_{\text{IS}}^2 + \sigma_{\text{QS}}^2 \\ \text{avec } \sigma_{\text{AS}}^2 &= 4E(\alpha_{is}^2), \quad \sigma_{\text{DS}}^2 = 6E(\beta_{ijs}^2) \\ \sigma_{\text{IS}}^2 &= 4E(\gamma_{ijs}^2), \quad \sigma_{\text{QS}}^2 = E(\delta_{ijklis}^2) \end{aligned} \quad (6)$$

ce qui est une écriture nettement plus condensée que celle qui serait obtenue à partir de l'approche classique.

3.2. — Au niveau de la population de variétés

3.2.1. — Cas de diploidie

L'ensemble des variétés synthétiques à k constituants qui peuvent être formées à partir d'une population non consanguine peut s'écrire sous la forme d'un produit combinatoire à k voies, soit pour des génotypes réduits à un locus :

$$\begin{aligned} &(\sum_i \sum_j p_i p_j A_i A_j) (\sum_i \sum_j p_i p_j A_i A_j) \dots (\sum_i \sum_j p_i p_j A_i A_j) \\ &= \sum_{i_1} \dots \sum_{j_k} p_{i_1} p_{j_1} \dots p_{i_k} p_{j_k} (A_{i_1} A_{j_1}, A_{i_2} A_{j_2}, \dots, A_{i_k} A_{j_k}) \end{aligned}$$

p_{i_1} représentant la fréquence du gène A_{i_1} .

Soit $S_{i_1 j_1} \dots i_k j_k$ la valeur associée à la variété engendrée par le groupe de k parents. Il est alors possible de définir des effets génétiques au niveau de la population de variétés, tels qu'ils permettent une décomposition factorielle de la valeur d'une variété; par exemple avec une variété à 2 parents $A_{i_1} A_{j_1}$ et $A_{i_2} A_{j_2}$:

$$S_{i_1 j_1 i_2 j_2} = \mu_S + \alpha_{i_1 S} + \alpha_{j_1 S} + \alpha_{i_2 S} + \alpha_{j_2 S} + \beta_{i_1 j_1 S} + \beta_{i_2 j_2 S} + \beta_{i_1 i_2 S} + \beta_{i_1 j_2 S} + \beta_{j_1 i_2 S} + \beta_{j_1 j_2 S} \quad (7)$$

avec $\alpha_{i_1 S} = \sum \phi_{j_1} \phi_{i_2} \phi_{j_2} S_{i_1 j_1 i_2 j_2} - \mu_S$

$$\beta_{i_1 j_1 S} = \sum \sum \phi_{i_2} \phi_{j_2} (S_{i_1 j_1 i_2 j_2} - \mu_S) - \alpha_{i_1 S} - \alpha_{j_1 S}$$

α_{i_1} est l'effet additif du gène i_1 pour la valeur en synthétique,

$\beta_{i_1 j_1}$ est l'effet de dominance pour la valeur en synthétique des gènes i_1 et j_1 .

Ces effets correspondent aux définitions précédentes; en effet :

$$\alpha_{i_1 S} = \sum_{j_1} \phi_{j_1} V(A_{i_1} A_{j_1}) = \sum_{j_1} \phi_{j_1} (\sum_{i_2} \sum_{j_2} \phi_{i_2} \phi_{j_2} S_{i_1 j_1 i_2 j_2}) - \mu_S$$

Les effets d'épistasie pourraient être définis de la même façon.

Les aptitudes à la synthèse s'expriment directement en fonction des effets génétiques pour la valeur en synthétique; ainsi, en l'absence d'épistasie :

$$AGS(i_1 j_1) = \sum_{i_2 j_2} \phi_{i_2} \phi_{j_2} S_{i_1 j_1 i_2 j_2} - \mu_S = \alpha_{i_1 S} + \alpha_{i_2 S}$$

$$\text{et} \quad ASS(i_1 j_1, i_2 j_2) = \beta_{i_1 i_2 S} + \beta_{i_1 j_2 S} + \beta_{j_1 i_2 S} + \beta_{j_1 j_2 S}$$

La définition des effets génétiques pour la valeur en synthétique permet alors une écriture très simple de la variance génétique entre variétés synthétiques σ_{GS}^2 ; en l'absence de consanguinité, tous les paramètres de l'équation (7) étant indépendants (covariance nulle) :

$$\sigma_{GS}^2 = 2kE(\alpha_{iS}^2) + k(2k-1)E(\beta_{i j S}^2) + 4k^2E(\alpha\alpha)_{kS}^2$$

$$\text{d'où} \quad \sigma_{GS}^2 = k\sigma_{AS}^2 + k(2k-1)\sigma_{DS}^2 + k^2\sigma_{AAS}^2$$

ou encore puisque $\sigma_{DS}^2 = (1/k^4)\sigma_D^2$ et en limitant l'épistasie au type additif $\times$ additif :

$$\sigma_{AAS}^2 = (1/k^4)\sigma_{AA}^2$$

soit :

$$\sigma_{GS}^2 = k\sigma_{AS}^2 + \{(2k-1)/(4k^3)\}\sigma_D^2 + (1/k^2)\sigma_{AA}^2 \quad (8)$$

En l'absence d'épistasie, nous retrouvons de façon plus directe et simple l'expression obtenue par HILL (1971) pour une situation de bi-allélisme. Il est à remarquer que la méthode utilisée est identique à celle introduite par GRIFFING (1967) pour l'étude des effets de groupe.

D'après ce qui précède la covariance entre 2 synthétiques apparentées S_X et S_Y , peut s'écrire en l'absence d'épistasie :

$$\text{cov } S_X S_Y = 2k^2 \psi_{XY(i|i)} \sigma_{AS}^2 + k^2(2k-1)^2 \psi_{XY(i|ij)} \sigma_{DS}^2$$

$\psi_{(i|i)}$ et $\psi_{(ij|ij)}$ étant respectivement le coefficient de simple parenté défini au niveau de la variété et le coefficient de parenté pour 2 gènes pris simultanément.

Ainsi pour la variance entre variétés synthétiques il faut considérer la parenté d'une variété avec elle-même d'où :

$$\psi_{V(i|i)} = 1/(2k) \text{ et } \psi_{V(ij|ij)} = 1/\{k(2k-1)\}$$

Pour obtenir la variance d'A.G.S., il suffit de considérer la covariance entre variétés ayant un parent en commun, d'où :

$$\psi_{GS(i|i)} = 1/(2k^2) \text{ et } \psi_{GS(ij|ij)} = 1/\{k^2(2k-1)^2\}$$

3.2.2. — Cas d'autotétraploïdie

La méthode détaillée pour les diploïdes s'extrapole sans difficulté à un degré d'autopolyploïdie quelconque. Ainsi pour les autotétraploïdes, la variance entre variétés synthétiques sera :

$$\begin{aligned} \sigma_{GS}^2 = & 4kE(\alpha_{is}^2) + \frac{4k(4k-1)}{2} E(\beta_{ijs}^2) + \frac{4k(4k-1)(4k-2)}{6} E(\gamma_{ijks}^2) \\ & + \frac{4k(4k-1)(4k-2)(4k-3)}{24} E(\delta_{ijkl}^2) \end{aligned}$$

soit en posant pour simplifier l'écriture $4k-i = 4k_i$ ($i = 1$ à 3) :

$$\sigma_{GS}^2 = (1/k) \sigma_{As}^2 + \frac{kk_1}{3} \sigma_{Ds}^2 + \frac{kk_1k_2}{6} \sigma_{Ts}^2 + \frac{kk_1k_2k_3}{6} \sigma_{Qs}^2 \quad (9)$$

Cette expression générale ne rejoint celle, approchée, de HILL (1971) (établie à partir de la situation de biallélisme) que si l'on suppose que les effets A_s, D_s, T_s, Q_s se réduisent à un coefficient près aux effets A, D, T, Q , ce qui revient à négliger le rôle de toute une série de termes tels que $\beta_{ii}, \gamma_{iii}, \gamma_{ij}, \delta_{iiii}, \delta_{iiij}, \delta_{iijj}, \delta_{iijk}$, qui interviennent en fait par leur variance et leur covariance entre eux ou avec les effets A, D, T, Q . Mais il est vrai que les coefficients des termes faisant intervenir les effets γ et δ seront très faibles.

4. — Expression du progrès de la valeur en synthèse en fonction des paramètres génétiques

4.1. — Cas de diploïdie

Pour un génotype A_iA_j issu d'une population panmictique nous pouvons écrire d'après ce qui précède :

$$\begin{aligned} \mathcal{G}_P(G) &= \alpha_{iT} + \alpha_{jT} + \beta_{ijT} \\ \mathcal{M}_{PV}(G) &= (1/2) (\alpha_{iS} + \alpha_{jS}) \end{aligned}$$

D'où, puisque par définition des effets, $E(\alpha_{iT}\alpha_{jS}) = 0$ et $E(\alpha_{iS}\beta_{ijT}) = 0$:

$$\text{cov } \mathcal{G}_P(G) \mathcal{M}_{PV}(G) = E(\alpha_{iT}\alpha_{iS}) = (1/2) \sigma_{ATAs}$$

D'une façon plus générale avec épistasie et pour une parenté quelconque :

$$\text{cov } \mathcal{T}_P(G) \mathcal{M}_{PV}(G) = 2\psi_{(i|i)}\sigma_{ATAS} + 4\psi_{(ik|ik)}\sigma_{AATAAS} \quad (10)$$

$\varphi_{(i|i)}$ étant le classique coefficient de parenté et $\psi_{(ik|ik)}$ le coefficient de parenté pour 2 loci considérés simultanément (en l'absence de linkage $\psi_{(ik|ik)} = \{\psi_{(i|i)}\}^2$ (GALLAIS, 1974b), la parenté étant définie entre les unités candidates à la sélection selon le critère de test $\mathcal{T}$ et leur descendance selon le système de reproduction $\mathcal{M}_P$. Avec un seul cycle d'intercroisement, il s'agira d'une covariance parent-enfant, $\psi_{(i|i)} = 1/4$.

L'expression du progrès génétique en valeur variétale devient donc, en posant $\psi_{(i|i)} = \psi$:

$$\mu_{V_n} - \mu_{V_{n-1}} = (\mu_{V_{n-1,1}} - \mu_{V_{n-1}}) + i\theta k \frac{\{2\psi\sigma_{ATAS} + 4\psi^2\sigma_{AATAAS}\}}{\sqrt{\text{var } \mathcal{T}_P(P)}} \quad (11)$$

Dans le tableau 1 nous donnons les valeurs de quelques paramètres de cette expression pour différentes méthodes de sélection (les méthodes 1, 2, 3, 4 et 5 ont déjà été envisagées par WRIGHT (1978) en l'absence d'épistasie). Sauf la méthode 4, ce sont toutes des méthodes de sélection individuelle.

Comme nous l'avons montré (GALLAIS, 1979) à partir de l'expression (11), il est possible de donner une expression du progrès après n cycles de sélection (σ_P étant la variance phénotypique des unités sélectionnées) :

$$\mu_{V_n} - \mu_{V_0} = i\theta k \{2\psi n\sigma_{ATAS} + 8\psi^2(1 - (1/2)^n)\sigma_{AATAAS}\} / \sigma_P \quad (12)$$

TABLEAU I

Expression de la covariance entre la valeur d'un individu selon le critère de test $\mathcal{T}$ et la valeur en synthèse de ses enfants selon différentes méthodes de sélection, chez les diploïdes. (1) en fonction des effets génétiques définis pour la valeur en test et la valeur en synthèse. (2) après expression des effets pour la valeur en test en fonction des effets génétiques classiques. Ainsi $A_M = A$, $(AA)_M = AA$, $A_T = A_F = (1/2)A$, $AA_T = AA_F = (1/4)AA$. $\psi_{(i|i)}$ est défini en termes de parenté parent-descendant (parent-enfant ou parent-petit-enfant).

Méthodes	$\psi_{(i i)}$	cov $\mathcal{T}_P(G) \mathcal{M}_{PV}(G)$	
		(1)	(2)
1. Sélection massale ($T = M$)	1/4	$(1/2)\sigma_{AMAS} + (1/4)\sigma_{AAMAA_S}$	$(1/2)\sigma_{A \cdot AS} + (1/4)\sigma_{AA \cdot AA_S}$
2. Sélection sur AGC ($T = T$)	1/4	$(1/2)\sigma_{ATA_S} + (1/4)\sigma_{AATAAS}$	$(1/4)\sigma_{A \cdot AS} + (1/16)\sigma_{AA \cdot AA_S}$
3. Sélection sur S_1 ($T = I$)	1/4	$(1/2)\sigma_{AIA_S} + (1/4)\sigma_{AAIAAS}$	
4. Sélection familiale demi-frères ($T = F$) . .	1/8	$(1/4)\sigma_{AFAS} + (1/16)\sigma_{AAFAAS}$	$(1/8)\sigma_{A \cdot AS} + (1/64)\sigma_{AA \cdot AA_S}$
5. Sélection sur AGS . .	1/4	$(1/2)\sigma_{AS}^2 + (1/4)\sigma_{AAS}^2$	
6. Sélection sur AGS des enfants	1/8	$(1/4)\sigma_{AS}^2 + (1/16)\sigma_{AAS}^2$	
7. Sélection sur AGS en n -Syn (*) pour k -Syn ($n < k$)	1/4	$(1/2)\sigma_{AS_nAS_k} + (1/4)\sigma_{AAS_nAAS_k}$	

(*) n -Syn représente une variété synthétique à n parents.

et de même l'effet de l'arrêt de la sélection peut être étudié :

$$\mu_{V_{n,m}} - \mu_{V_0} = i\theta k \{2\psi n \sigma_{ATAS} + 8\psi^2 (1/2)^m (1 - (1/2)^n) \sigma_{AATAAS}\} / \sigma_P \quad (I3)$$

m étant le nombre de générations de multiplication en panmixie sans sélection.

Remarque :

L'expression de la covariance $\text{cov } \mathcal{C}_P(G) \mathcal{M}_{PV}(G)$ peut s'établir de différentes façons, on peut d'abord considérer que la parenté en cause est du type parent-enfant (méthode 1, 2, 3, 5) ou du type parent-petit enfant (méthode 4). Dans ces conditions, il faut définir les effets génétiques pour le critère de test. Ainsi :

$$\begin{aligned} \sigma_{AMAS} &= \sigma_{A.AS} & \sigma_{AAMAAAS} &= \sigma_{AA.AAS} \\ \sigma_{ATAS} &= (1/2) \sigma_{A.AS} & \sigma_{AATAAS} &= (1/4) \sigma_{AA.AAS} \\ \sigma_{AFAS} &= (1/2) \sigma_{A.AS} & \sigma_{AATAAS} &= (1/4) \sigma_{AA.AAS} \end{aligned}$$

et avec épistasie réduite au type additif $\times$ additif (au niveau du modèle classique), on peut aussi écrire :

$$\sigma_{AA.AAS} = (1/k^2) \sigma_{AA}^2$$

Si le test ne fait pas appel à la consanguinité il est aussi possible de calculer directement la covariance entre les individus mesurés (qui peuvent donc être des descendants des individus testés) et les descendants directs des individus testés. L'expression de $\text{cov } \mathcal{C}_P(G) \mathcal{M}_{PV}(G)$ devient

$$2\psi \sigma_{A.AS} + 4\psi^2 \sigma_{AA.AAS} \quad (I4)$$

c'est-à-dire que l'on a changé de référence pour le test, cette référence étant celle des effets classiques. Cela ne change rien pour les méthodes 1 et 3 mais affecte les méthodes 2 et 4. Pour la méthode 2, il faut considérer une parenté entre demi-frères, donc $\psi = 1/8$, et pour la méthode 3, c'est une parenté de type demi-oncle - neveu avec $\psi = 1/16$. A partir de ces valeurs, l'expression (I4) conduit bien aux résultats du tableau 1. Avec les méthodes 5 et 6, il s'agit d'établir des covariances entre apparentés dont les effets génétiques sont exprimés dans les mêmes bases (celle des effets de la valeur variétale), donc pour la méthode 5, il s'agit d'une covariance parent-enfant, alors que pour la méthode 6, il s'agit d'une covariance entre demi-frères.

Si seulement n parents sur les k sont sélectionnés, les $k - n$ autres étant constants les expressions du tableau 1 seront à multiplier par n , au lieu de k , pour obtenir le progrès génétique correspondant.

4.2. — Cas des autopolyploïdes

Quel que soit le degré de ploïdie, au niveau de l'A.G.S. des enfants d'un génotype G , c'est-à-dire $\mathcal{M}_{PV}(G)$, n'interviennent que les effets des gènes transmis par les gamètes. Ainsi chez les autotétraploïdes, pour un génotype G , $A_i A_j A_k A_l$ issu d'une population panmictique :

$$\begin{aligned} \mathcal{M}_{PV}(G) &= (1/2k) (\alpha_{iS} + \alpha_{jS} + \alpha_{kS} + \alpha_{lS}) + (1/6k) (\beta_{ijS} + \beta_{ikS} \\ &\quad + \beta_{ilS} + \beta_{jkS} + \beta_{jlS} + \beta_{klS}) \end{aligned}$$

d'où en termes de covariance parent-enfant :

$$\text{cov } \mathcal{C}_P(G) \mathcal{M}_{PV}(G) = (1/2) \sigma_{A_T A_S} + (1/6) \sigma_{D_T D_S}$$

ou d'une façon plus générale :

$$\text{cov } \mathcal{C}_P(G) \mathcal{M}_{PV}(G) = \{4\psi_{(ii)} \sigma_{A_T A_S} + 6\psi_{(ij)ij} \sigma_{D_T D_S}\} \quad (15)$$

$\psi_{(ii)}$ étant le classique coefficient de parenté et $\psi_{(ij)ij}$ le coefficient de parenté défini pour 2 gènes allèles pris simultanément (GALLAIS, 1974a); la parenté est définie entre la base des effets génétiques de la valeur en test et la base des effets génétiques de la valeur variétale, ce qui permet plusieurs définitions de cette parenté, selon la base considérée pour le test (voir remarque précédente). L'expression du progrès génétique devient alors, en posant $\psi_{(ii)} = \psi_A$ et $\psi_{(ij)ij} = \psi_D$:

$$\mu_{V_n} - \mu_{V_{n-1}} = (\mu_{V_{n-1,1}} - \mu_{V_{n-1}}) + i\theta k \frac{4\psi_A \sigma_{A_T A_S} + 6\psi_D \sigma_{D_T D_S}}{\sqrt{\text{var } \mathcal{C}_P(P)}} \quad (16)$$

Le tableau 2 donne la valeur de quelques paramètres de cette expression pour les mêmes méthodes que le tableau 1. Il est possible, comme pour les diploïdes, d'exprimer la covariance entre la valeur d'un individu selon le système de test $\mathcal{C}$ et la valeur en synthèse de ses enfants en fonction des effets génétiques définis directement pour la valeur en test et pour la valeur en synthèse ou en fonction des effets génétiques classiques. Entre ces deux formes d'expressions, pour la covariance entre les effets additifs existent les mêmes relations que pour les diploïdes. Pour les covariances entre les effets de dominance, on peut écrire, d'après

TABLEAU 2

Expression de la covariance entre la valeur d'un individu selon le critère de test et la valeur en synthèse de ses enfants pour différentes méthodes de sélection chez les autotétraploïdes : (1) en fonction des effets génétiques définis pour la valeur en test et la valeur en synthèse, (2) après expression des effets pour la valeur en test en fonction des effets génétiques classiques : $A_M = A$, $D_M = D$, $D_T = D_D = 1/6 D$. ψ_A et ψ_D sont définis en termes de parenté parent-descendant (parent enfant ou parent petit-enfant).

	ψ_A	ψ_D	$\text{cov } \mathcal{C}_P(G) \mathcal{M}_{PV}(G)$	
			(1)	(2)
1. Sélection massale .	1/8	1/36	$(1/2) \sigma_{A_M A_S} + (1/6) \sigma_{D_M D_S}$	$(1/2) \sigma_{A, A_S} + (1/6) \sigma_{D, D_S}$
2. Sélection sur AGC	1/8	1/36	$(1/2) \sigma_{A_T A_S} + (1/6) \sigma_{D_T D_S}$	$(1/4) \sigma_{A, A_S} + (1/36) \sigma_{D, D_S}$
3. Sélection sur S_1 . .	1/8	1/36	$(1/2) \sigma_{A_T A_S} + (1/6) \sigma_{D_I D_S}$	
4. Sélection familiale demi-frères. . . .	1/16	1/216	$(1/4) \sigma_{A_F A_S} + (1/36) \sigma_{D_F D_S}$	$(1/8) \sigma_{A, A_S} + (1/216) \sigma_{D, D_S}$
5. Sélection sur AGS.	1/8	1/36	$(1/2) \sigma_{A_S}^2 + (1/6) \sigma_{D_S}^2$	
6. Sélection sur AGS des enfants. . . .	1/16	1/216	$(1/4) \sigma_{A_S}^2 + (1/36) \sigma_{D_S}^2$	
7. Sélection sur AGS en n -Syn pour des k -Syn ($n < k$) . .	1/8	1/36	$(1/2) \sigma_{A_{S_n} A_{S_k}} + (1/6) \sigma_{D_{S_n} D_{S_k}}$	

les relations entre les effets dominance définis pour le test et pour la valeur variétale, en limitant les interactions entre allèles au 1^{er} degré :

$$\begin{aligned}\sigma_{DMDs} &= \sigma_{D,Ds} = (3/4k^2)\sigma_D^2 \\ \sigma_{D_TDs} &= \sigma_{D_FDs} = (1/6)\sigma_{D,Ds} = (1/8k^2)\sigma_D^2\end{aligned}$$

Avec des interactions entre plus de 2 allèles, D_s est fonction des effets d'interactions γ et δ (voir annexe). Pour la méthode 2 et la méthode 4, il serait possible d'exprimer directement la covariance en termes de $\sigma_{A,As}$ et $\sigma_{D,Ds}$ par le calcul de la parenté entre demi-frères et entre demi-oncle-neveu.

En utilisant une démonstration analogue à celle déjà utilisée pour les diploïdes (GALLAIS, 1979), on peut retrouver de façon très simple, les résultats de GALLAIS (1975b) pour le progrès génétique après n cycles de sélection, et le progrès après n cycles de sélection suivis de m générations de panmixie sans sélection :

$$\mu_{Vn} - \mu_{Vo} = i\theta k \{4\psi_A n \sigma_{ATAV} + (3/2)\psi_D (1 - (1/3)^n) \sigma_{D_TDV}\} / \sigma_P \quad (I7)$$

$$\mu_{Vn,m} - \mu_{Vo} = i\theta k \{4\psi_A n \sigma_{ATAV} + (3/2)\psi_D (1/3)^m (1 - (1/3)^n) \sigma_{D_TDV}\} / \sigma_P \quad (I8)$$

On retrouve ainsi le fait qu'après un certain nombre de générations de multiplication en panmixie sans sélection, seule contribue au progrès génétique la covariance entre les effets additifs définis pour le test et ceux définis pour la valeur variétale, quelle que soit la méthode de sélection récurrente, ce qui généralise les résultats de GALLAIS (1975b, 1977b).

4.3. — Remarque sur l'efficacité relative des méthodes de sélection récurrente

Si l'on suppose une intensité de sélection égale pour chaque méthode, il est possible de les comparer entre elles, *a priori*. Ainsi une méthode 1 sera supérieure à une méthode 2 si :

$$\frac{\text{cov } \mathcal{C}_{P(1)} \mathcal{M}_{PV(1)}}{\sqrt{\text{var } \mathcal{C}_{P(1)}}} > \frac{\text{cov } \mathcal{C}_{P(2)} \mathcal{M}_{PV(2)}}{\sqrt{\text{var } \mathcal{C}_{P(2)}}}$$

soit en représentant respectivement par $\rho_{1V}(\rho_{2V})$ la corrélation génétique entre la valeur d'un génotype selon le critère de test de la méthode 1 (méthode 2) et la valeur variétale de ses enfants, et par $h_1^2(h_2^2)$ l'héritabilité relative au critère de test :

$$\rho_{1V} > \rho_{2V} \frac{h_2}{h_1} \quad (I9)$$

En particulier la sélection directe sur l'A.G.S. ne sera pas nécessairement la méthode de sélection la plus efficace pour la valeur variétale. Il pourra en être de même pour la sélection sur l'A.G.S. des enfants des individus candidats à la sélection (A.G.C. de la valeur en synthèse). Dans ce cas la condition (I9) est plus simple car avec cette méthode $\rho_V = 1$.

Il faut aussi tenir compte du fait que l'intensité de sélection ne sera pas nécessairement constante d'une méthode à l'autre. Cela résultera de la limite

dans les moyens expérimentaux : si ceux-ci sont constants, il est bien évident qu'une sélection phénotypique permettra une intensité de sélection plus forte qu'une sélection sur descendance sachant que le nombre d'individus à retenir pour passer à la génération suivante est plus ou moins imposé (GALLAIS, 1977a). Il faut donc écrire en fait la condition (19) sous la forme :

$$\rho_{1V} > \rho_{2V} \frac{i_2 h_2}{i_1 h_1} \quad (20)$$

5. — Progrès génétique au niveau de la création variétale

La valeur μ_{Vn}^* des meilleures variétés qu'il est possible de créer à partir d'une population, à la génération n de sélection, a pour expression, en utilisant les notations précédentes :

$$\mu_{Vn}^* = \mu_{Vn} + i \frac{\text{cov } \mathcal{C}_V \mathcal{M}_V}{\sqrt{\text{var } \mathcal{C}_V}}$$

μ_{Vn} représentant la valeur variétale de la population à la génération n , $\mathcal{C}_V$ la valeur prévue de la variété selon un critère de test $\mathcal{C}_V$ donné et $\mathcal{M}_V$ est la valeur réelle des k parents en combinaison variétale. $\text{var } \mathcal{C}_V$ représente la variance phénotypique des valeurs prévues.

Avec une sélection individuelle, on peut écrire $\text{cov } \mathcal{C}_V \mathcal{M}_V$ sous la forme d'une covariance entre apparentés :

$$\text{cov } \mathcal{C}_V \mathcal{M}_V = \text{cov } \mathcal{C}_V(G) \mathcal{M}_V(G)$$

G représentant un individu, $\mathcal{M}_V(G)$ est l'AGS de cet individu.

Comme précédemment, $\text{cov } \mathcal{C}_V(G) \mathcal{M}_V(G)$ s'exprime en fonction des effets génétiques, soit pour les diploïdes en remarquant que les effets d'interactions entre allèles (dominance) participent à $\mathcal{C}_V(G)$, en limitant l'épistasie au type additif $\times$ additif :

$$\text{cov } \mathcal{C}_V(G) \mathcal{M}_V(G) = 2\psi_{(ii)} \sigma_{ATAS} + \psi_{(ij|ij)} \sigma_{DTDS} + 4\psi_{iklik} \sigma_{AATAAS} \quad (21)$$

et pour les autotétraploïdes :

$$\begin{aligned} \text{cov } \mathcal{C}_V(G) \mathcal{M}_V(G) = & 4\psi_{(ii)} \sigma_{ATAS} + 6\psi_{(ij|ij)} \sigma_{DTDS} + 4\psi_{(ijklik)} \sigma_{TTTs} \\ & + \psi_{(ijkl|ijkl)} \sigma_{QTQS} \end{aligned} \quad (22)$$

Il faut remarquer que les coefficients de parenté en cause dans ces expressions sont les coefficients de parenté d'un individu avec lui-même, si l'on considère le résultat du test comme une propriété de l'individu. [$\psi_{(ii)} = 1/2$ et $\psi_{(ij|ij)} = 1$.] Le tableau 3 montre les résultats de cette approche pour les diploïdes. En l'absence d'épistasie nous retrouvons évidemment les résultats de WRIGHT (1978).

D'une façon générale les résultats sont de la forme :

$$\sigma_{ATAS} + \sigma_{DTDS} + \sigma_{AATAAS} + \sigma_{ADTADS} + \sigma_{DDTDDS} \quad (23)$$

TABLEAU 3

Covariance entre la valeur d'un individu selon le système de test $\mathcal{T}$ et sa valeur en synthétique chez les diploïdes

$$\sigma_{AMAS} = \sigma_{A.AS}, \sigma_{DMDS} = (1/2k^2)\sigma_D^2, \sigma_{ATAS} = (1/2)\sigma_{A.AS}, \sigma_{DIDS} = (1/4k^2)\sigma_D^2$$

et avec épistasie limitée au type additif $\times$ additif :

$$\sigma_{AAAMAS} = (1/k^2)\sigma_{AA}^2, \sigma_{AAATAS} = (1/4k^2)\sigma_{AA}^2, \sigma_{AAIAAS} = (1/k^2)\sigma_{AA}^2,$$

les autres composantes de l'épistasie sont nulles.

Méthodes	cov $\mathcal{T}_V(G)\mathcal{M}_V(G)$
Sélection massale	$\sigma_{AMAS} + \sigma_{DMDS} + \sigma_{AAAMAS} + \sigma_{ADMAAS} + \sigma_{DDMDDs}$
Sélection sur AGC	$\sigma_{ATAS} + \sigma_{AAATAS}$
Sélection sur S_1	$\sigma_{A_IAS} + \sigma_{D_IDS} + \sigma_{AAIAAS} + \sigma_{AD_IADs} + \sigma_{DD_IDDs}$
Sélection sur AGS	$\sigma_{AS}^2 + \sigma_{DS}^2 + \sigma_{AAS}^2 + \sigma_{ADS}^2 + \sigma_{DDS}^2$

ce qui est logique puisque avec l'approche réalisée, l'expression entre crochets représente la covariance d'un individu avec lui-même, c'est-à-dire la covariance génotypique entre le critère de test et la valeur variétale au niveau de la population. Il en sera de même pour les autotétraploïdes :

$$\text{cov } \mathcal{T}_V(G)\mathcal{M}_V(G) = \sigma_{ATAS} + \sigma_{DIDS} + \sigma_{TITS} + \sigma_{QTQS} \quad (24)$$

sachant que selon les méthodes, certaines composantes peuvent ne pas exister. Ainsi dès qu'une méthode de test ne fera pas intervenir l'individu lui-même (sélection massale) ou n'introduira pas la consanguinité au niveau des individus mesurés (sélection sur S_1 , sélection sur A.G.S.), les composantes faisant intervenir les effets d'interactions entre plus de 2 allèles seront nulles (cas de la sélection sur A.G.C.).

La sélection sur l'A.G.S. peut aussi être réalisée à l'aide du prédicteur dérivé de la formule de Sewall WRIGHT (GALLAIS 1974d, 1975a).

La comparaison des méthodes de sélection individuelle utilisées pour la création variétale, à celles utilisées en sélection récurrente montre que avec $\theta = 2$, le progrès dû à la variance additive sera le même dans les 2 situations; mais au niveau de la création variétale, la dominance peut intervenir; de même l'épistasie additive $\times$ additive intervient avec un coefficient 2 fois plus fort, et là où la dominance peut intervenir, les épistasies additive $\times$ dominance et dominance $\times$ dominance interviennent aussi. Le progrès sera donc plus fort en un cycle de création variétale directe qu'en un cycle de sélection récurrente.

Des méthodes utilisant les aptitudes spécifiques variétales (A.S.S.) peuvent aussi être employées, ce qui augmentera encore le progrès génétique (si ces A.S.S. sont assez importantes par rapport à l'A.G.S.). Toutefois seules les A.S.S. de 2 parents peuvent assez facilement être utilisées (de plus, les composantes génétiques d'A.S.S. à plus de 2 parents auront des coefficients très faibles, et il faudrait qu'elles soient très fortes pour qu'on les considère). Ainsi à partir d'une ou plusieurs tables diallèles de n parents, la sélection des meilleures variétés à k parents ($k < n$) peut être basée sur la moyenne des croisements $\bar{C}$, sur la valeur des F_2 , sur la moyenne des valeurs des 2-Syn e ou sur des combinaisons de ces valeurs incluant même

la valeur des parents (valeur phénotypique ou valeur en autofécondation). D'ailleurs en l'absence d'épistasie, la moyenne des croisements $\bar{C}$ et la valeur en autofécondation des parents peuvent être utilisées pour prévoir la valeur des variétés synthétiques qui pourront être dérivées du diallèle (BUSBICE, 1970; BUSBICE et GURGIS, 1974, 1976; GALLAIS, 1974*d*, 1975*c*). De même avec épistasie limitée au type additif $\times$ additif, la moyenne des valeurs des 2-Syn e et la moyenne des autofécondations des parents peuvent être combinées en un prédicteur de la valeur en combinaison variétale des k parents.

Il est aussi possible d'envisager une sélection entre groupes indépendants de k parents. En l'absence d'épistasie le tableau 4 compare les expressions de $\text{cov } \mathcal{G}_V \mathcal{M}_V$ pour quelques méthodes utilisant les aptitudes variétales spécifiques intrapopulation à partir de groupes indépendants de k parents diploïdes.

TABLEAU 4

Expression de la covariance entre la valeur prévue d'une synthétique, selon le critère $\mathcal{G}_V$ et sa valeur réelle $\mathcal{M}_V$ dans le cas de diploïdie.

$$\alpha_{iC} = (1/2)\alpha_i, \beta_{ijC} = (1/4)\beta_{ij}$$

$$\alpha_{iF_2} = (1/2)\{\alpha_i + (1/4)(\beta_{ii} - E(\beta_{ii}))\}, \beta_{ijF_2} = (1/8)\beta_{ij}$$

$$\alpha_{iS_2} = (1/2)\{\alpha_i + (1/8)(\beta_{ii} - E(\beta_{ii}))\}, \beta_{ijS_2} = (1/8)\beta_{ij}.$$

Critère de sélection du groupe de k parents	$\text{cov } \mathcal{G}_V \mathcal{M}_V$
Moyenne des croisements.	$2\sigma_{ACAS} + 4\sigma_{DCDS}$
Moyenne des F_2 (par autofécondation).	$2\sigma_{AF_2AS} + 4\sigma_{DF_2DS}$
Moyenne des 2-Syn e	$2\sigma_{AS_2AS_k} + 6\sigma_{DS_2DS_k}$
Moyenne des n -Syn e ($n < k$)	$n\sigma_{AS_nAS_k} + n(2n-1)\sigma_{DS_nDS_k}$
Valeurs des k -Syn e	$k\sigma_{AS}^2 + k(2k-1)\sigma_{DS}^2$

Cependant l'étude de la covariance $\text{cov } \mathcal{G}_V \mathcal{M}_V$ n'est pas suffisante pour caractériser l'efficacité des méthodes. En effet, les 3 premières méthodes du tableau 4 peuvent avoir des covariances inférieures à celle de la sélection entre variétés synthétiques, mais comme elles conduiront à une variance phénotypique probablement plus faible par diminution de l'erreur expérimentale (pour un caractère à faible héritabilité), le progrès génétique pourra être supérieur. De même l'utilisation de prédicteurs de la valeur des synthétiques peut sembler séduisante; s'ils sont justifiés, cela peut conduire à une sorte de sélection entre variétés synthétiques: $\text{cov } \mathcal{G}_V \mathcal{M}_V$ correspond bien à la variance génétique entre variétés synthétiques, et l'erreur expérimentale sur ces prédicteurs sera plus faible que celle sur les variétés synthétiques (cette conclusion n'est toutefois valable que si l'on met le même nombre de répétitions pour tester différents types de descendance, ce qui n'est pas forcément justifié; il faudrait comparer les méthodes à moyens demandés égaux, et chacune à son optimum).

D'une façon plus générale à intensité de sélection égale, une méthode de création variétale sera plus efficace que la sélection entre variétés si :

$$\rho > \frac{h_V}{h_T}$$

où ρ représente la corrélation génétique entre la valeur prévue des variétés selon le critère de test $\mathcal{G}_V$ et la valeur réelle, h_T^2 l'héritabilité relative au critère de test $\mathcal{G}_V$ (variance génétique des valeurs prévues/variance phénotypique) et h_V^2 l'héritabilité entre variétés. Mais là encore l'hypothèse d'intensité égale n'est pas nécessairement justifiée. Les moyens étant limités et variables selon les méthodes, l'optimum d'efficacité de chaque méthode risque de correspondre à des intensités de sélection différentes.

Conclusion

L'application du concept de valeur variétale et de valeur en test permet une approche très générale, assez directe et simple du progrès génétique au niveau de l'amélioration par sélection récurrente d'une population et au niveau de la création variétale directe. Comme conclusion particulière aux variétés synthétiques il faut noter que les effets d'interactions entre gènes contribuent d'autant moins au progrès génétique en création variétale, que l'ordre de l'interaction (dominance pour les autopolyploïdes ou épistasie) est élevé. Seules les interactions entre 2 gènes pourront avoir, à côté de l'additivité, une contribution non négligeable. Cette conclusion avait déjà été obtenue par HILL (1971) et GALLAIS (1974c) par d'autres méthodes, de portée moins générale. Cependant, il faut bien réaliser que si le progrès génétique en création variétale dépend surtout de l'additivité, il s'agit de l'additivité définie pour la valeur en synthèse et elle comprend non seulement l'additivité au sens classique, mais aussi des effets de dominance (interaction entre gènes identiques) qui contrôlent la dépression due à la consanguinité.

Si les aptitudes spécifiques à la synthèse sont importantes par rapport à l'aptitude générale, il est possible de concevoir une sélection récurrente à plusieurs populations où l'on améliorerait simultanément les valeurs en combinaison inter-population et intra-population (et même la valeur en autofécondation) (GALLAIS, 1975a). Dans la même situation à partir d'une bonne combinaison de k parents réalisée au niveau hétérozygote, il est possible de concevoir une sélection généalogique pour les valeurs en synthèse (générale et même spécifiques) (GALLAIS, 1978a).

Il reste à étudier l'efficacité relative des différentes méthodes de sélection récurrente pour la valeur variétale et des différentes méthodes de création variétale. Dans bien des situations, compte tenu des limites dans les moyens expérimentaux, il est difficile de conclure *a priori*. A partir des formules développées il sera possible de comparer les méthodes par calcul numérique en faisant varier les paramètres génétiques et en tenant compte des moyens expérimentaux. Une autre approche possible est le recours à la simulation.

Reçu pour publication en octobre 1978.

Summary

Application of the concept of varietal ability to the selection theory of synthetics in diploids and autopolyploids

According to the principle of linear prediction general expressions of the genetic advance in recurrent selection for varietal value of a population and in varietal development for this population, are derived and are valid whatever genetic effects and level of ploidy. The first is a function of the covariance between the value of a genotype according to a given system of testing and the varietal value of offspring from random mating of this genotype. The second

is a function of the covariance between the predicted value of a variety according to a given system of testing and the true value of the variety. To explicit such covariances in term of genetic effects, new genetic effects are defined for the testing system and for the varietal value, the first being a particular case of the second. The problem is solved for diploids but also for autopolyploids (mainly autotetraploids).

Genetic effects can be defined at the level of the population of genotypes, but also at the level of the population of varieties. At the level of population, it is only necessary to associate to each genotype its general synthesising ability. So the genotypic variance for general synthesising ability can be decomposed as classical genotypic variance, in additive variance, dominance variance, but with additivity and dominance defined for synthesising ability. The same effects can be also defined from the population of varieties. This leads to a very simple expression of the variance among synthetics. Only components of variance analogous to those of a panmictic population contribute to this variance; however, they are not the same, they are defined for the synthetic value. Their coefficients are directly related to the number of effects of a given type which contribute to the value of a variety.

The covariance between the value of a genotype according to the system of testing and the varietal value of its progeny which contribute to genetic advance in recurrent selection, can be expressed in term of covariances between relatives (parent-offspring if there is only one generation of intercrossing). Only genetic effects transmitted by gametes contribute to the covariance, e.g. for diploids covariance between additive effects defined for the system of testing and those defined for varietal value and covariance between additive $\times$ additive effects. However other kinds of kinship can be considered. Classical methods (mass selection, G.C.A. selection, S_1 selection, halfsib selection) are compared to selection on General Synthesising Ability of the parents or of their offspring. The general expressions for the effect of the relaxation of the selection, and for the advance after n cycles of selection apply to this situation.

Genetic advance in varietal development can also be expressed in terms of covariance between genetic effects defined for the test and those for varietal value. With individual selection this is equivalent to the genotypic covariance between this two characteristics, or to a covariance of an individual with itself but between two characteristics. Such a selection allows the use of part of dominance because dominance contributes to general synthesising ability. However if specific varietal abilities are important it is possible to conceive selection among groups of parents for different characteristics: specific combining ability with all possible single crosses with k parents, F_2 values of such crosses, synthetic value with a low number of parents (2, 3)... Predictors of the synthetic value can also be used. Whatever the criterion of test in varietal development, it appears that interactions between genes of high order (more than two genes) will contribute very few to the genetic advance. To develop varieties, pedigree selection for general and specific varietal abilities can be used. If specific varietal abilities are important we suggest recurrent selection with several populations, bred simultaneously for performance inter and intra population.

It appears difficult from the expressions of the genetic advance in recurrent selection or in varietal development to draw directly some conclusions on the relative efficiencies of the different methods. This is due to the fact that experimental means being limited, selection intensity will vary from one method to another as varies the degree of control of experimental error.

Références bibliographiques

- BUSBICE T. H., 1970. Predicting yield of synthetic varieties, *Crop Sci.*, **10**, 265-269.
 BUSBICE T. H., GURGIS R. Y., 1974. Methods of breeding forage varieties based on the coefficient of inbreeding. *Proc. 12th Intern. Grassl. Congress*, Moscou.
 BUSBICE T. H., GURGIS R. Y., 1976. Evaluating parents and predicting performance of synthetic alfalfa synthetic. *USDA Bull. ARS*, S 130, 1-21.
 GALLAIS A., 1967. Évolution de la vigueur des variétés synthétiques diploïdes au cours des générations de multiplication. I. En panmixie. *Ann. Amélior. Plantes*, **17**, 291-301.
 GALLAIS A., 1974a. Covariances between arbitrary relatives in autotetraploids with panmictic disequilibrium. *Genetics*, **76**, 587-600.
 GALLAIS A., 1974b. Covariances between arbitrary relatives with linkage and epistasis in the case of linkage disequilibrium. *Biometrics*, **30**, 429-446.
 GALLAIS A., 1974c. Selection among synthetics. *Theor. appl. Genet.*, **44**, 24-30.
 GALLAIS A., 1974d. Prediction of vigour and choice of parents for a synthetic variety. Application to cocksfoot. *7th Congress of Eucarpia*. Budapest 25-29 June 1974. In « *Heterosis in Plant Breeding* ». Ed. Acad. Sci. Hungary, 1976, p. 319-321.

- GALLAIS A., 1975a. Prédiction de la vigueur et sélection des parents d'une variété synthétique. *Ann. Amélior. Plantes*, **25**, 233-264.
- GALLAIS A., 1975b. Selection with truncation in autotetraploids. Comparison with diploids. *Theor. appl. Genet.*, **46**, 387-394.
- GALLAIS A., 1975c. Development and application of prediction formulae for synthetics. *2nd Meeting of Section Eucarpia « Biometrics in Plant Breeding »*. Budapest, August 1975. *Ann. Amélior. Plantes*, **26**, 623-628.
- GALLAIS A., 1977a. Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. I. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 281-329.
- GALLAIS A., 1977b. A theoretical approach of plant breeding with some comparisons between diploids and autopolyploids. *Mendelium Symposium*. Lednice Na Morave. CSSR.
- GALLAIS A., 1978a. Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. II. Le concept de valeur variétale et ses conséquences pour la sélection récurrente. *Ann. Amélior. Plantes*, **28**, 269-287.
- GALLAIS A., 1979. Application du concept de valeur variétale à la théorie de la sélection des variétés hybrides. *Ann. Amélior. Plantes*, **29**, 23-41.
- GALLAIS A., 1978b. The concept of varietal ability in plant breeding. *3rd Meeting of Eucarpia Section « Biometrics in plant Breeding »*. Cambridge April 4-7.
- GRIFFING B., 1967. Selection in reference to biological groups. I. Individual and group selection applied to population of unordered groups. *Aust. J. biol. Sci.*, **20**, 127-139.
- HILL R. R. Jr., 1966. Designs to estimate effects of clone substitution in alfalfa synthetics. *Crop Sci.*, **6**, 471-473.
- HILL R. R. Jr., 1971. Effect of the number of parents on the mean and variance of synthetic varieties. *Crop Sci.*, **11**, 283-286.
- HILL R. R. Jr., LEATH K. T., ZEIDERS K. E., 1972. Combining ability among four clones alfalfa synthetics. *Crop Sci.*, **12**, 627-630.
- WRIGHT A. J., 1973. The selection of parents for synthetic varieties of outbreeding diploid crops. *Theor. appl. Genet.*, **43**, 70-82.
- WRIGHT A. J., 1974. A genetic theory of general varietal ability for diploid crops. *Theor. appl. Genet.*, **45**, 163-169.
- WRIGHT A. J., 1978. The concept of general synthesising ability in population improvement and variety construction. *Conference on the occasion of the 65th Professor Schnell's birthday*, University of Hohenheim, Stuttgart, 19-20 may 1978.

Annexe

Signification des effets génétiques variétaux en présence d'interaction entre 3 et 4 allèles chez les autotétraploïdes, en fonction des effets génétiques classiques

Nous définissons ces effets à partir de l'A.G.S. d'un génotype, c'est-à-dire de l'espérance de toutes les variétés synthétiques à k parents avec ce génotype (il serait aussi possible de partir de la population de variétés). Nous allons représenter par une lettre majuscule les parents : soit I, J, K, L... Les associations de 3 gènes allèles qui peuvent être réalisées sont du type III, IIJ, IJK et les associations de 4 gènes : IIII, IIIJ, IIJJ, IIJK, IJKL. L'espérance des paramètres γ et δ qui leur est associée est nulle dès qu'un gène sera indépendant des autres gènes présents (GALLAIS, 1974a, b, 1976). Donc ne contribueront à l'A.G.S. que les valeurs du type γ_{III} , $E_J(\gamma_{IJJ})$, δ_{III} , $E_J(\delta_{IJJ})$, $E_J(\delta_{IIJJ})$ avec les probabilités associées respectives : $1/k^2$, $3(k-1)/k^2$, $1/k^3$, $4(k-1)/k^3$, $3(k-1)/k^3$. Les gènes venant d'un même parent peuvent être indépendants ou identiques. Là encore l'espérance sera nulle dès qu'un gène sera indépendant des autres gènes; donc

$E_J(\gamma_{IJJ})$ sera nulle sauf si les 2 gènes venant du parent J sont identiques, ce qui sera réalisé avec la probabilité conditionnelle $1/4$, de même pour $E_J(\delta_{IJJ})$ et pour $E_J(\delta_{IJJJ})$. Les associations de 3 gènes d'un même parent peuvent être — une lettre minuscule représentant une classe d'identité — iii , ijj , ijk avec les probabilités conditionnelles $1/16$, $9/16$, $6/16$. Les associations de 4 gènes seront, avec la même notation : $iiii$, $iiij$, $iiij$, $iijk$, $ijkl$, avec les probabilités conditionnelles $1/64$, $3/16$, $9/64$, $9/16$, $3/32$.

La contribution à l'A.G.S. des effets d'interactions entre 3 allèles venant d'un même parent de génotype $ijkl$ pourra donc s'écrire :

$$(1/16k^2)4 \{ (1/4k) \sum^4 (\gamma_{iii} - E(\gamma_{iii})) \} + (9/16k^2)4 \{ (1/12k) \sum^{12} \gamma_{iiij} \} \\ + (6/16k^2)4 \{ (1/4k) \sum^4 \gamma_{ijk} \}$$

$\sum^n$ représentant une somme de n termes équivalents à celui qui suit le signe $\sum$.

Ainsi $\sum^4 \gamma_{iii} = \gamma_{iii} + \gamma_{jjj} + \gamma_{kkk} + \gamma_{lll}$, $\sum^4 \gamma_{ijk} = \gamma_{ijk} + \gamma_{ijl} + \gamma_{ikl} + \gamma_{jkl} \dots$ etc... Avec la même notation la contribution à l'A.G.S. des effets δ venant d'un seul parent $ijkl$ s'écrira :

$$(1/64k^3) \{ (1/4k) \sum^4 (\delta_{iiii} - E(\delta_{iiii})) \} + (3/16k^3) \{ (1/12k) \sum^{12} \delta_{iiij} \} \\ + (9/64k^3) \{ (1/6k) \sum^6 (\delta_{iiij} - E(\delta_{iiij})) \} + (9/16k^3) \{ (1/12k) \sum^{12} \delta_{ijk} \} \\ + (3/32k^3) \{ (1/k) \delta_{ijk} \}$$

A ces quantités, il faut ajouter les espérances non nulles faisant intervenir les gènes de 2 parents, soit pour les effets γ :

$$(3/k^2)(1/4)4 \{ (1/4k) (\sum^4 \gamma_{i00}) \}, \quad \text{avec} \quad \gamma_{i00} = E_j(\gamma_{ijj})$$

et pour les effets δ :

$$(4/k^3) \{ (1/16)(1/4k) (\sum^4 \delta_{i000}) \} \\ + (3/3k^3) \{ (2/16)(1/4k) (\sum^4 (\delta_{ii00} - E(\delta_{iiij}))) \} + (6/16)(1/6k) \sum^6 (\delta_{ij00}) \}$$

avec $\delta_{i000} = E_j(\delta_{ijjj})$, $\delta_{ii00} = E_j(\delta_{iiij})$, $\delta_{ij00} = E_k(\delta_{ijkk})$

Compte tenu des autres développements donnés dans le texte (§ 3.1.2), il résulte :

$$\alpha_{is} = (1/k)\alpha_i + (3/8k^2) \{ \beta_{ii} - E(\beta_{ii}) \} + (1/16k^3) \{ \gamma_{iii} - E(\gamma_{iii}) \} + (3/4k^3)(\gamma_{i00}) \\ + (1/256k^4) \{ \delta_{iiii} - E(\delta_{iiii}) \} + (1/16k^4)\delta_{i000} + (3/32k^4) \{ \delta_{ii00} - E(\delta_{iiij}) \} \\ \beta_{ijs} = (3/4k^2)\beta_{ij} + (3/16k^3)(\gamma_{iij} + \gamma_{ijj}) + (1/64k^4)(\delta_{iiij} + \delta_{ijjj}) + (3/128k^4) \\ (\delta_{iiij} - E(\delta_{iiij})) + (3/16k^4)\delta_{ij00} \\ \gamma_{ijk_s} = (3/8k^3)\gamma_{ijk} + (3/64k^4)(\delta_{ijkk} + \delta_{ijjk} + \delta_{ijkk}) \\ \delta_{ijkl_s} = (3/32k^4)\delta_{ijkl}$$

En écrivant la valeur particulière d'une variété synthétique en fonction des paramètres du modèle de décomposition factorielle de la valeur génotypique (GALLAIS, 1975a) et en appliquant la définition des effets génétiques en synthèse au niveau de la population de variétés, on retrouve évidemment les mêmes résultats.

Quel est l'avenir des blés hybrides? ⁽¹⁾

P. AURIAU*, P. PLUCHARD**, T. CHAPUSET*** et P. TALLON***

avec la collaboration technique de C. DEPATUREAUX* et C. FALLOT*

* Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes,
Centre national de Recherches agronomiques, I.N.R.A.,
Route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.

** Laboratoire de Génétique et d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A.,
Domaine de Brunehaut, Estrées-en-Chaussée, 80200 Péronne.

*** Etudiants D.E.A., Université Paris-Sud,
91405 Orsay.

Résumé

Le principal problème posé par l'utilisation de la stérilité mâle due au cytoplasme de *Triticum timopheevi* restait la fertilité souvent incomplète des hybrides.

Et comme les gains de rendement par rapport au parent moyen ne dépasseront vraisemblablement pas 20 p. 100, il faut utiliser des lignées parentes déjà très productives.

Le croisement VS-73-786, obtenu à Versailles, réunit des gènes issus de trois sources différentes.

Des croisements d'épreuve, effectués deux années successives sur des testeurs de printemps, ont montré qu'une restauration complète était obtenue avec certaines descendance de ce croisement, parmi les plus productives. Et sur trois stations et deux années, certaines descendance ont égalé les rendements des meilleurs témoins.

Quant aux hybrides, des mesures de rendement en pépinière sur des croisements d'essai, ont mis en évidence des gains allant jusqu'à 38 p. 100 du témoin de printemps. Une série d'hybrides, de type hiver, ont été mis en essai cette année sur 2 à 6 stations.

Les lignées mâle-stériles utilisées ne sont pas encore pleinement satisfaisantes, mais de meilleures pourront être obtenues sans trop de difficultés.

Ce croisement doit donc aider à déterminer l'intérêt économique des blés hybrides.

La discussion aborde ensuite l'orientation à donner à la sélection de lignées parentes de blés hybrides.

Introduction

Les recherches sur l'utilisation de variétés hybrides de blé (hybrides de première génération ou F_1) ont débuté aux États-Unis en 1959. Elles ont abouti à la commercialisation dans ce pays de plusieurs variétés, notamment par les

⁽¹⁾ Ce travail a bénéficié en partie de l'aide financière de l'O.N.I.C. (convention O.N.I.C.-I.N.R.A., n° 65-1005)

firmes DEKAALB et PIONEER. En France, des recherches sont poursuivies au Laboratoire du Blé de la Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes de Versailles, en liaison avec d'autres stations de l'I.N.R.A. et avec des sélectionneurs privés.

Pour obtenir les semences d'une variété hybride, on peut avoir recours à la stérilité mâle résultant de l'interaction d'un noyau de blé tendre, *Triticum aestivum* L. avec le cytoplasme de *Triticum timopheevi* Zhuk. Les lignées mâle-stériles, ou lignées A, sont obtenues par une série de rétrocroisements effectués avec, comme parent récurrent, une lignée de *T. aestivum*, ou lignée B. Utilisée comme pollinisatrice, la lignée B permet ensuite de multiplier la lignée A. Les semences des hybrides sont obtenues en pollinisant la lignée A avec une lignée dite restauratrice, ou lignée R, parce qu'elle porte un ou des gènes qui, à l'état hétérozygote, doivent assurer aux hybrides F_1 une fertilité normale sur le cytoplasme de *T. timopheevi*. Par fertilité normale, il faut entendre une fertilité égale à celle de la plupart des variétés-lignées.

La production commerciale des semences des lignées mâle-stériles ou des variétés hybrides s'effectue dans des parcelles d'isolement, où la lignée A et la lignée pollinisatrice sont semées en bandes alternées. Une série d'essais ont montré que cette production se heurte, dans le nord de la France, à trois difficultés. D'abord la pollinisation est mauvaise et la production de semences est faible. De ce fait, les grains obtenus ont des grosseurs variant du simple au double. Ensuite, parce que les glumelles des fleurs non fécondées peuvent bailler pendant quinze jours, il y a un risque élevé de contamination des ovules par l'Ergot, par le Charbon ou par les Fusarioses. Enfin, les grains obtenus sur les plantes mâle-stériles sont plus sensibles à la germination sur pied que ceux de la lignée B correspondante. JONSSON (1976) indique que cette propension est liée à la stérilité mâle, qu'elle ait une origine cytoplasmique ou qu'elle soit due à l'action d'un gamétocide. CLAYTON et ELLIS (1976) ont montré que cette propension pouvait être corrigée par l'utilisation de génotypes résistants.

Au domaine Brunehaut, près de Péronne, dans la Somme, une récolte précoce, suivie d'un séchage immédiat, suffisent pour éviter la germination sur pied. De même, l'utilisation de traitements fongicides a permis d'éviter les contaminations parasitaires. Mais la pollinisation n'a pu être améliorée que par des dispositifs de semis incompatibles avec une production de semences commerciales.

Il en va autrement dans la moitié sud de la France, où des essais ont été poursuivis durant cinq ans avec la collaboration du Centre de Montpellier. En utilisant *ms* « Capitole » comme lignée A, « Capitole » comme lignée B et R(P) « Champlein » comme lignée R (gènes de restauration de « Primépi »), on a obtenu des rendements moyens en semences égaux à 70 p. 100 du rendement de « Capitole ». En outre, dans ces conditions méridionales, les risques de contamination des ovules et de germination sur pied sont faibles.

Sur de telles bases, et en tenant compte des contraintes liées à cette production, comme de la juste rémunération des obtenteurs, le prix des semences de variétés hybrides ne devrait pas être supérieur à deux fois celui des semences certifiées de variétés-lignées. Un supplément de rendement de trois à quatre quintaux par hectare justifierait donc l'emploi de variétés hybrides : cela correspond à 6-7 p. 100 du rendement moyen français de 1978.

Par ailleurs, d'après KENNETH et GOERTZEN (1977), il suffirait de mélanger 10 p. 100 de la lignée R à 90 p. 100 de la lignée A pour obtenir une bonne pollinisation dans le Kansas, et l'utilisation des semences ainsi obtenues permettrait d'obtenir un rendement presque égal à celui de l'hybride.

Il est certain que si une telle méthode était autorisée, le coût de production des semences de variétés hybrides serait grandement abaissé.

Mais rien ne servira d'obtenir des variétés hybrides, si leur supériorité n'est pas manifeste pour les utilisateurs, et cet aspect est probablement plus important dans notre pays que le coût des semences. Or, la progression des rendements des variétés-lignées se poursuit rapidement; ce n'est donc pas un léger progrès qui permettra aux blés hybrides de s'imposer.

Si l'on continue à s'intéresser aux blés hybrides, c'est avec l'espoir que l'hétérosis peut augmenter sensiblement la productivité, même à partir d'un niveau de rendement élevé. En outre, les hybrides offrent la possibilité de combiner les caractères dominants des deux parents, ce qui devrait faciliter la réunion de caractères de résistance aux diverses adversités.

Aux États-Unis, les variétés hybrides, actuellement commercialisées, fournissent, d'après leurs obtenteurs, un supplément de rendement de 20 p. 100 par rapport aux variétés-lignées les plus cultivées.

Sur plusieurs centaines d'hybrides que nous avons éprouvés en France, quelques-uns seulement, d'origine franco-américaine, ont surpassé leur meilleur parent de 20 p. 100. Par « parents », il faut entendre les lignées B et R qui sont à l'origine de l'hybride, car le rendement de la lignée A dépend beaucoup de l'allopollinisation. La comparaison avec la lignée B est légitime si l'on admet, comme l'a vérifié AURIAU (1973), après bien d'autres chercheurs, que le cytoplasme de *T. timopheevi* n'a pas d'influence sur le rendement lorsque la fertilité mâle est restaurée.

Les résultats qui figurent au tableau 1 illustrent ce qu'il nous a été possible d'obtenir jusqu'à maintenant. La supériorité de certains hybrides par rapport à leur meilleur parent, ou hétérobeltiosis, est nette, mais elle n'entraîne pas la supériorité par rapport à la variété commerciale « Talent », une des meilleures cette année 1977, au Domaine Brunehaut. Il en ressort clairement que, à moins d'obtenir un taux d'hétérobeltiosis beaucoup plus fort, il faut utiliser des lignées parentes dont la productivité soit voisine de celle des meilleures variétés lignées. HAYWARD *et al.* (1973) étaient arrivés aux mêmes conclusions. Tous les hybrides et parents de ce tableau sont de type demi-nain, si l'on admet que « Talent » porte un gène de nanisme provenant de la variété italienne « Fortunato ». Cela a permis de limiter la hauteur des hybrides et, par là, leur sensibilité à la verse.

En effet, les essais de rendement sur des hybrides obtenus avec des parents de taille classique, ont montré qu'il y a souvent hétérosis pour la taille. Or, l'amélioration des rendements accroît déjà les risques de verse. Et comme les gènes de nanisme de « Norin 10 » sont récessifs, il faut utiliser deux parents demi-nains. Mais la difficulté à se procurer un matériel demi-nain, adapté aux conditions françaises, constitue encore, actuellement, un obstacle à l'obtention de bons blés hybrides.

Il existe une autre condition limitante, c'est la nécessité d'utiliser des parents dont les génotypes soient suffisamment différents. Les blés américains sont intéressants parce qu'ils ont des origines génétiques différentes de celles des blés français, mais ils ne sont pas très bien adaptés à nos conditions climatiques. En pratiquant une sélection à partir de variétés comme « Gaines », « Blueboy » ou « Sturdy », il devrait être possible d'obtenir des blés aussi productifs que « Talent » et susceptibles, avec les blés français, de donner des variétés hybrides à hauts rendements. C'est en tout cas une hypothèse de travail que nous avons retenue.

D'autre part, la plupart des hybrides expérimentaux que nous avons éprouvés souffraient d'une fertilité incomplète, avec présence de quelques épillets mâle-stériles au sommet de l'épi, que l'on pouvait mettre en évidence par ensachage

TABLEAU I

Résultats obtenus en 1977 au Domaine Brunehaut avec quelques hybrides

Hybrides et lignées parentes	Rendement (p. 100)		Préc. épiaison ⁽¹⁾	Taille moyenne (cm)	Verse ⁽²⁾	Maladies de l'épi ⁽²⁾	Fertilité en p. 100 ⁽³⁾
	du meilleur parent	de « Talent »					
<i>ms</i> « 81-12 /Gaines », 3-4-4 × Rf « 4-2-2 »	138,3 (S)	107,2 (NS)	152	90	4	5	100
<i>ms</i> « Gaines » × Rf « 4-2-2 »	124,1 (S)	98,3 (NS)	149	94	4	4	100
<i>ms</i> « Sturdy » × Rf « 4-2-2 »	120,0 (S)	103,0 (NS)	149	100	3	4	100
<i>ms</i> « Courtot » × Rf « 4-2-2 »	95,3 (NS)	99,5 (NS)	149	85	2	3	70
<i>ms</i> « Talent » × Rf « 4-2-2 »	97,3 (NS)	97,3 (NS)	148	89	3	2	80
<i>ms</i> « Blueboy » × Rf « 4-2-2 »	98,5 (NS)	94,3 (NS)	153	103	5	4	100
<i>ms</i> « Suwon 92 » × Rf « 4-2-2 »	115,3 (S)	88,9 (S)	150	100	5	4	80
Rf « 4-2-2 »		77,5 (S)	153	80	2	4	90
« 81-12 /Gaines », 3-4-4		65,9 (S)	160	75	2	5	100
« Gaines »		79,2 (S)	157	95	4	4	100
« Sturdy »		85,7 (S)	146	100	3	4	95
« Courtot »		103,9 (NS)	150	75	3	4	80
« Blueboy »		95,8 (NS)	160	105	5	4	100
« Suwon 92 »		61,1 (S)	144	83	2	4	80
« Talent » 100 = 71,0 qx/ha			151	87	5	3	95

⁽¹⁾ En jours depuis le 1^{er} janvier.⁽²⁾ Note de 1 : absence de dégât, à 9 : dégât maximum.⁽³⁾ Notations visuelles.

précoce des épis. Dans les conditions expérimentales, cette stérilité ne diminue les rendements de façon certaine que si elle est très élevée. En effet, la pollinisation croisée est souvent suffisante pour masquer ce défaut, mais il en serait autrement si l'hybride était cultivé sur de grandes surfaces en culture pure. A cet égard, la présence d'un certain pourcentage de plantes de la lignée R dans la culture de l'hybride, aurait un effet favorable, mais on risquerait de voir le rendement dépendre des possibilités climatiques d'allopollinisation.

C'est pourquoi, nous nous sommes attachés à obtenir des lignées R capables de fournir des hybrides complètement fertiles avec le plus grand nombre possible de lignées A différentes. C'est en effet la seule façon d'être sûr que le manque de fertilité n'empêchera pas la détection des meilleures combinaisons.

I. — Sélection de lignées restauratrices

1. — Méthodes utilisées

Dans la première étape des recherches effectuées à Versailles, des lignées A, obtenues à partir de blés français, ont été croisées avec différentes sources de restauration (tabl. 2). La variété « Primépi » a été la plus utilisée de ces sources.

TABLEAU 2

Principales sources de restauration utilisées à Versailles

Sources de restauration primaires	Sources dérivées	Localisation chromosomique	Efficacité ⁽¹⁾
<i>Triticum timopheevi</i>	R1	1A 5A 7D	M
	R2	1A 6B 7D	M
	R3	1A 7D	AB
<i>Triticum zhukovskyi</i>	R5	1A 7B 7D	AB
<i>Triticum spelta duhamelianum</i>		1B	I
<i>Triticum aestivum</i> :			
« Blé d'or »			I
« Hybride 46 »			I
« Marco »			I
« Mina »			I
« Norda »			I
« Palmaress »		4A 5B 7D	M
« Primépi »		1B 5D	AB
« Professeur Marchal »		1B 4B 7D	AB
« Sambo »			I
« Stella »			I
« Vilron »			I
« Iran 6 »			I
« Kenya 6 »			I
« Kenya 10 »			I
« Pays-Bas 9 »			I

(¹) Aptitude à fournir des hybrides fertiles :

B : bonne,

AB : assez bonne,

M : moyenne,

I : insuffisante.

Après un ou plusieurs rétrocroisements, une sélection généalogique a permis d'obtenir des lignées restauratrices ressemblant aux variétés françaises de départ.

Des hybrides ont ensuite été produits entre ces nouvelles lignées restauratrices et une série de lignées A. Ces hybrides ont été éprouvés pour leur fertilité (AURIAU *et al.*, 1973) et pour leur productivité (AURIAU *et al.*, 1975). La fertilité mâle de ces hybrides a été déterminée après ensachage des épis-mâtres d'un échantillon de plantes. Nous avons fréquemment observé une stérilité mâle totale sur un nombre plus ou moins élevé des épillets terminaux des épis. Mais ce caractère est fortement dépendant du milieu. Pour caractériser la fertilité d'un hybride, nous avons donc utilisé le pourcentage moyen d'épillets fertiles ou taux de fertilité (T.F.).

A titre d'indication, il faut signaler que le T.F. des variétés lignées est supérieur à 90 p. 100 dans la plupart des cas. En dessous de cette valeur, on peut soupçonner l'existence de gènes de stérilité partielle, qui sont plus répandus qu'on ne pourrait le croire.

Les taux de fertilité des hybrides dépendent de la source de restauration qui est à l'origine de la lignée R et aussi du génotype de la lignée A, enfin des conditions de milieu. Plus le T.F. d'un hybride est faible, plus ce T.F. est sensible à l'action du milieu (variance élevée).

Finalement, aucune des sources de restauration figurant au tableau 2 et pas même « Primépi » ou « Professeur Marchal », ne portent des gènes de restauration suffisamment efficaces. Nous avons tenté d'améliorer ces résultats par l'addition de gènes modificateurs favorables. Cela est possible pour les lignées A, mais au prix d'une limitation considérable du nombre de génotypes utilisables. Quant aux lignées R, l'utilisation de ces gènes modificateurs, pour améliorer leur aptitude à restaurer, est difficile.

Nous avons alors tenté de combiner des gènes de restauration provenant de sources différentes, en nous appuyant sur leur localisation chromosomique quand elle était connue. Il était, en particulier, tentant de combiner les gènes de « Primépi » à ceux de *T. timopheevi*, mais les résultats obtenus avec cette combinaison ont été décevants.

Le pas décisif a été franchi avec le croisement VS 73-786, dans lequel nous avons réuni sur le cytoplasme de *T. timopheevi* des gènes de restauration provenant de :

- *T. timopheevi*, par l'intermédiaire de la lignée R₃ du D^r WILSON,
- de « Primépi », par l'intermédiaire de la lignée 65-2-4, reçue du D^r INGOLD,
- de « Maris Beacon », variété sélectionnée au P.B.I. à Cambridge.

La généalogie simplifiée de ce croisement figure au tableau 3.

Les plantes mères de ce croisement ont été choisies en pépinière dans une famille F₃ du croisement VC 71-314 et dans une lignée F₄ du croisement VC 70-201. Les critères de ce choix étaient non seulement leur fertilité propre, mais aussi leurs caractères agronomiques, notamment un bon type demi-nain et une bonne résistance aux maladies. Comme ces plantes étaient hétérozygotes, le croisement en a utilisé plusieurs pour chaque parent.

La F₁ de ce croisement comptait plusieurs centaines de plantes qui ont été cultivées en serre et triées sur leur taille et leur fertilité propre. De cette façon, la F₂ a pu être semée à l'automne 1974 (50 000 plantes). Le choix des plantes F₂ a été effectué d'après leur fertilité propre. Un contrôle, par ensachage, a été effectué sur des échantillons pour comparer, à cet égard, les descendance des différentes plantes F₁.

La sélection s'est aussi exercée sur les caractères agronomiques de taille, de

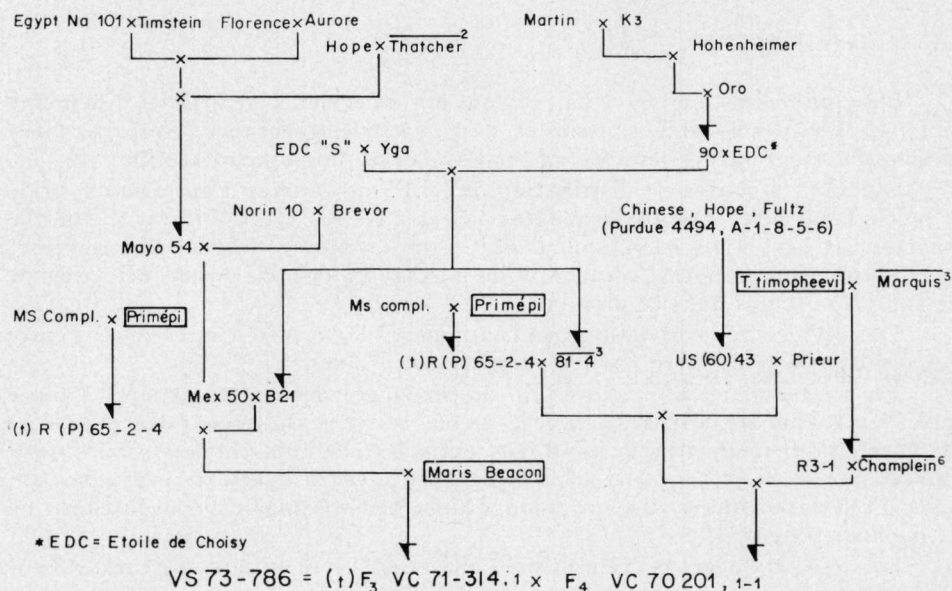
morphologie, de résistance aux maladies (Rouilles, Oïdium, Septoriose, etc.) et de chlorose.

La descendance de chaque plante F_2 retenue a été semée en F_3 sur deux lignes (une centaine de plantes) à l'automne 1975.

La sélection a été poursuivie en F_3 avec les mêmes critères qu'en F_2 , en donnant la préférence aux descendance les plus homogènes. Quarante-trois descendance ont été retenues pour être mises en essais de rendement au Domaine Brunehaut, dans la Somme, à Clermont-Ferrand dans le Puy-de-Dôme et à Rennes en Ille-et-Vilaine.

TABLEAU 3

Généalogie simplifiée du croisement VS 73-786



Des croisements d'épreuves ont été réalisés durant l'hiver, entre un échantillon de plantes issues de ces familles et deux lignées A, de type printemps. Les hybrides obtenus ont été semés au printemps de 1977 pour être soumis à un contrôle de fertilité par ensilage.

Ces croisements d'épreuve ont été répétés en 1977-1978, entre plantes issues des plantes testées en 1977 et les deux mêmes lignées A utilisées comme testeurs. Ceci avait pour but de vérifier la fiabilité du contrôle précoce.

En outre, quatre lignées, choisies à la fois pour leur bonne valeur agronomique et pour leur aptitude à restaurer, ont servi à polliniser seize lignées A de type printemps et quatorze lignées A de type hiver. Seuls les hybrides de type printemps ont pu être éprouvés en 1978.

En 1977-1978, des lignées, issues de dix de ces quarante-trois familles, ont été remises en essais avec d'autres lignées issues de vingt-quatre nouvelles familles.

En 1978-1979, trente-trois familles représentées par cent treize lignées ont été conservées et mises en essais de rendement.

2. — *Résultats obtenus*a) *Fertilité propre*

La F_1 de ce croisement attirait l'attention par sa fertilité, caractérisée par le nombre de grains par épillet. Elle n'était cependant pas homogène, et toute les plantes incomplètement fertiles ou de taille haute ont été éliminées.

En F_2 , la proportion de plantes mâle-stériles était inférieure à 2 p. 100, un très grand nombre de plantes étaient, au contraire, très fertiles.

En F_3 , certaines familles ont montré une fertilité élevée et homogène, d'autres étaient encore en disjonction.

b) *Aptitude à restaurer*

Les croisements d'épreuve de 1977 ont mis en évidence de grandes différences entre les T.F. des hybrides obtenus et, donc, entre les génotypes testés. Les différences portaient sur les familles ou sur les plantes d'une même famille.

Souvent, la courbe de distribution des T.F. des plantes d'un même hybride a révélé l'état hétérozygote des plantes parentes testées. Et, pourtant, le contrôle effectué sur les plantes-sœurs des plantes testées a montré une fertilité élevée et une distribution groupée. Ceci montre qu'il existe un effet de dosage des gènes de restauration réunis dans ce croisement.

Un coefficient de corrélation significatif au seuil 0,05 a été trouvé en 1977 entre les résultats obtenus avec les deux testeurs ($r = 0,65$).

En 1977-1978, une vingtaine de descendance des plantes testées l'année précédente, l'ont été de nouveau avec les mêmes testeurs. On a trouvé des coefficients de corrélation significatifs au seuil 0,05 entre les résultats obtenus sur les deux années ($r = 0,81$ et $r = 0,61$ selon le testeur). C'est la lignée *ms* « Yecora 70 », issue d'une variété mexicaine, qui a donné le coefficient le plus élevé, et qui constitue le meilleur testeur.

Les résultats obtenus cette même année 1978, avec la série d'hybrides issus des quatre meilleures lignées du croisement VS-73-786, sont également instructifs. Deux de ces quatre lignées ont montré de meilleures aptitudes à restaurer sur la moyenne de leurs hybrides. Ces deux lignées ont fourni des hybrides dont les T.F. sont supérieurs à 90 p. 100 avec presque toutes les lignées A.

Cependant, pour la moins bonne de ces quatre lignées, il existe une corrélation significative au seuil de 0,05 ($r = 0,61$) entre la fertilité des lignées récurrentes (lignée B) sur cytoplasme *aestivum* et la fertilité des hybrides. On n'a donc pas intérêt à transformer en lignées mâle-stériles des génotypes partiellement stériles qui, du reste, ne permettent pas une multiplication facile de la lignée mâle-stérile correspondante.

Quant au déterminisme génétique de la restauration, nous ne disposons pas, pour l'instant, de données précises. Cependant, en analysant les disjonctions d'une série de F_2 , dont certaines portaient des gènes provenant des mêmes sources, on a pu émettre une hypothèse. La restauration des hybrides serait complète avec la réunion de trois gènes majeurs situés, l'un sur le chromosome 1A (*timopheevi*) l'autre sur le chromosome 1B (Primépi) et le troisième non localisé venant de « Maris Beacon »,

c) *Productivité des lignées restauratrices* (tabl. 4).

Les familles conservées en 1977, dans le croisement VS 73-786, avaient atteint les niveaux de rendement des meilleurs témoins dans chacune des trois stations où elles étaient soumises aux essais de rendement (tabl. 4). Aucune des lignées conservées lors de la récolte 1978 n'était significativement inférieure au meilleur témoin de chaque station :

- « Talent » : 69,9 qx/ha à Péronne (Somme)
- « Top » : 75,5 qx/ha à Rennes (Ille-et-Vilaine)
- « Clément » : 80,3 qx/ha à Clermont-Ferrand (Puy-de-Dôme)

Par contre, quelques lignées ont surclassé le meilleur témoin à Clermont-Ferrand, et des différences significatives ont été observées entre certaines lignées conservées.

Il est à noter que les lignées qui restaurent le mieux les hybrides se classent aussi parmi les plus productives. En sorte qu'après la récolte de 1979, nous devrions disposer de quelques lignées à la fois productives et bonnes restauratrices.

De plus, ce croisement avait aussi été effectué pour combiner résistance à la verse et aux maladies, et la sélection a été effectuée en conséquence (tabl. 4). Toutes les lignées sont de type demi-nain.

d) *Productivité des hybrides*

Quant au comportement des hybrides susceptibles d'être obtenus avec ces restaurateurs, les seules informations dont nous disposions encore ont été obtenues en 1977, grâce aux croisements d'épreuves avec des testeurs de type printemps, en semis clair.

Pour chaque hybride, un échantillon de dix plantes, à raison de 2 épis par plante, a été récolté (20 épis au total). Sur ces échantillons, on a déterminé le poids sec des tiges et grains ensemble, le poids sec des grains seuls, l'indice de moisson⁽¹⁾ et le poids de mille grains.

Le rendement en grains obtenu sur le meilleur hybride, a surpassé celui de la variété « César » de 35 p. 100, le gain étant surtout dû à un plus grand nombre de grains par épi. En comparaison, l'hybride *ms* « Yecora 70 » × « Primépi » n'a produit que 69 p. 100 du rendement de « César ».

Il est également intéressant d'observer que les poids de mille grains des hybrides franco-mexicains surclassent presque toujours ceux de leur parent mexicain (28 gr), mais rarement celui de leur parent mâle, cultivé, il est vrai, dans des conditions plus favorables. Des indices de moisson⁽¹⁾, compris entre 0,45 et 0,50, ont été obtenus avec les meilleurs de ces hybrides.

La production de semences hybrides pour essai a débuté en 1977-1978, entre deux des meilleures lignées du croisement et quatorze lignées mâle-stériles d'origines diverses. En dépit de conditions climatiques défavorables, les quantités de semences obtenues ont dépassé ce que l'on obtenait habituellement avec des restaurateurs dérivés du seul « Primépi ». De meilleures aptitudes à la pollinisation en sont probablement la cause.

Deux de ces hybrides ont pu être placés dans le réseau interstations de

⁽¹⁾ L'indice de moisson (en anglais « harvest index ») est égal au rapport des matières sèches des grains aux matières sèches des parties aériennes à complète maturité.

TABLEAU 4

*Performances de quelques familles du croisement VS 73-786
(trois stations et deux années)*

Familles de VS 73-786	Péronne (80) p. 100 de « Talent »		Rennes (35) p. 100 de « Top »		C. Ferrand (63) p. 100 de « Clément »		Taille (cms)	Sensibilité à la verse ⁽¹⁾	Sensibilité à l'Oïdium ⁽¹⁾	Sensibilité à la Septoriose (sur feuilles et épis) ⁽²⁾	Sensibilité à la Rouille jaune ⁽¹⁾	Sensibilité à la Rouille brune
	1977	1978	1977	1978	1977	1978						
43	92,5	96,8	92,2	87,7	—	107,1	85	5	5	7/t	I	3
94	97,3	93,7	85,2	93,2	—	93,6	80-90	4	4	7/10-7/30	I	3
123	83,6	92,8	83,5	89,3	89,8	98,0	85	4	7	7/20	I	3
124	96,5	96,1	108,5	94,7	100,3	107,9	85	4	7	8/10	I	I
132	87,9	—	89,0	93,1	96,4	108,2	90	4	4	7/t	I	4
149	92,3	96,4	97,5	98,3	—	101,2	80	4	5	6/0-7/10	I	I
156	91,8	97,0	79,2	90,7	106,3	95,6	80	4	3	7/20	I	I
159	98,2	90,2	98,7	84,5	—	95,1	90	4	2	7/20	I	I
194	104,3	100,7	98,6	94,3	116,8	105,4	85	3	I	7/10	I	2
257	92,1	91,3	83,9	87,6	—	85,1	85	4	3	7/20	I	3
« Talent »	100,0	100,0	65,4	90,7	100,0	96,9	85	3	2	6/t	8	3
« Top »	92,4	97,6	100,0	100,0	70,8	100,3	90	6	5	7/20	2	2
« Clément » . . .	94,6	91,5	110,0	78,3	100,0	100,0	100	6	7	6/10	9	I

⁽¹⁾ Notes de 1 pas de maladie à 9 niveau maximum d'attaque.

⁽²⁾ Premier chiffre attaques foliaires comme ⁽¹⁾ deuxième chiffre de 0 à 100 attaques sur l'épi.

l'I.N.R.A. (6 stations à 4 répétitions). Les autres hybrides ne figurent que dans deux à quatre stations seulement. La production de tels hybrides expérimentaux se poursuit en 1978-1979.

Les résultats obtenus avec ces premiers hybrides devraient fournir d'utiles indications sur les possibilités offertes par ce type de variétés et sur l'utilité de poursuivre des recherches dans cette direction.

En effet, si quelques-uns de ces hybrides surclassent leur parent mâle, ils atteindront aux plus hauts niveaux de rendements obtenus avec des variétés lignées. Or, les lignées B, dont nous disposons, sont encore très imparfaites sur le plan agronomique et les meilleures, à cet égard, sont apparentées aux lignées R.

Des progrès sont certainement possibles, en particulier, le programme hiver $\times$ printemps du CIMMYT devrait fournir le type de matériel végétal dont nous avons besoin pour nos lignées B. Nous avons, en effet, repéré dans le matériel que nous avons reçu, quelques lignées qui se sont très bien comportées durant l'hiver 1977-1978.

II. — Perspectives d'avenir

Si des hybrides, obtenus avec des lignées R issues de ce croisement VS 73-786, se montrent plus productifs que leur parent mâle, lui-même très productif, on pourra envisager avec optimisme l'avenir des blés hybrides. En effet, la question de la fertilité mâle de ces derniers peut être considérée comme résolue.

L'on devra, alors, se préoccuper d'améliorer, en le diversifiant, le matériel génétique de base, c'est-à-dire les lignées parentes.

Lignées R et lignées B doivent être sélectionnées sur des bases génétiques différentes, mais ces deux groupes de lignées doivent, cependant, avoir un certain nombre de caractères en commun. Bonne adaptation au climat, productivité élevée et résistance suffisante aux adversités, sont en effet nécessaires pour obtenir des rendements en semences suffisamment élevés. Il semble bien que ce soit aussi des conditions nécessaires à l'obtention de bons hybrides. Pour certains caractères, de résistance aux maladies en particulier, il est cependant possible de se servir des effets de dominance et d'épistasie, en sorte qu'un seul parent doté d'une résistance élevée pourra transmettre ce caractère à l'hybride, si l'autre parent n'est pas excessivement sensible.

Il est donc possible de poursuivre la sélection des lignées R et des lignées B dans des milieux caractérisés par des pressions de sélection élevées, mais seulement pour deux fractions complémentaires des parasites. Et des artifices tels que les contaminations artificielles peuvent y aider.

En ce qui concerne les lignées B, notre expérience montre l'intérêt des croisements entre lignées d'hiver nord-américaines et lignées de printemps du CIMMYT à haute productivité. Mais la sélection de tels croisements doit être effectuée en Europe dès les premières générations.

Les génotypes « faciles à restaurer » que nous avons déjà repérés constituent une bonne base de départ pour ce caractère.

La réalisation de croisements d'épreuve avec des lignées R utilisées comme testeurs, constituerait ensuite une base utile à la poursuite d'un programme classique de sélection récurrente.

Quant aux lignées R, pour lesquelles nous disposons d'une certaine avance, le gros problème est de les améliorer sans perdre les gènes de restauration réunis sur VS 73-786.

Dans un premier stade, le recours à des rétrocroisements, où le récurrent sera une lignée R, doit permettre des progrès peu coûteux.

On pourrait ensuite reprendre la sélection à partir des deux lignées qui sont à l'origine du croisement VS 73-786, mais on risque de perdre des gènes et il sera probablement plus facile de partager les gènes de restauration de ce croisement en trois sous-ensembles. Les gènes présents dans chaque sous-ensemble ne devront permettre une restauration complète qu'à l'état homozygote, ce qui évitera de les perdre. Il sera ensuite facile d'effectuer la sélection pour différents caractères agronomiques séparément dans chaque sous-ensemble. En recroisant des lignées des trois sous-ensembles, le contrôle de fertilité de la F_1 du second croisement permettra de détecter les plantes portant les trois gènes majeurs à l'état hétérozygote. La sélection de tels croisements devra ensuite être menée comme celle de VS 73-786, mais il ne sera pas nécessaire de réaliser très souvent de tels croisements.

Du reste, il y aura intérêt à faire porter l'effort de diversification sur les lignées B plutôt que sur les lignées R. Et cela sera possible puisque les aptitudes restauratrices de ces dernières seront assurées.

III. — Conclusion

Parce que ce croisement a fourni des lignées restauratrices répondant aux exigences qui découlaient des travaux antérieurs, il devrait permettre de savoir si les blés hybrides méritent de plus longs efforts. La condition pour obtenir une telle réponse est cependant de disposer d'un nombre suffisant de lignées mâle-stériles de très bonne valeur agronomique, génétiquement éloignées des variétés françaises.

Si la réponse était en faveur des blés hybrides, nous disposerions, avec ce croisement, d'un excellent matériel pour la sélection de telles variétés.

Reçu pour publication en décembre 1978.

Summary

Have the hybrid wheats some chances in the future?

Research on such varieties is handled at Versailles in cooperation with other french breeders.

With the use of the *timopheevi* cytoplasmic male sterility the first problem to solve was the restoration of the hybrids.

But as yield increases of more than 20 p. 100 couldn't be expected the parent lines must also have a good yielding potential. They have to be resistant enough to different kind of adversities with, if possible, dominant genes. Some results obtained recently at Versailles have given more confidence on the prospect of the hybrid wheats.

Breeding of restorers

a) For a good restoration

An attempt to use the supposed monogenic restoration from « Primepi » has been unsuccessful, as has been the combination of genes from two different sources only. The recently obtained winter cross VS 73-786 combines restoration genes from three sources. As an average it was very

fertile in the first generations. Forty three F_4 families were test crossed in 1977-1978 with two spring male sterile testers, one french and the other mexican. On bagged heads strong differences of fertility were observed among the hybrids obtained and few were fertile enough. There was a good agreement between the results of the two testers.

New testcrosses were made in 1977-1978 with the same two testers and there was a good agreement between the results of the two years. At the same time four of the best lines were testcrossed with a set of sixteen spring lines and fifteen winter lines. Most of the hybrid obtained with the spring partners were as fertile or even more than the check cultivars.

b) For yield

On three stations and over two years the yields of the best families (F_4), and lines (F_5), of VS 73-786 cross didn't significantly differ from those of the best checks.

For the hybrids only indications have been obtained in nursery with the test crosses. The best hybrids outyielded the french cv « César » by 38 p. 100 and some others have performed well also. The number of kernels per head was the most important trait related to that increase. Furthermore, hybrid seeds have been produced in 1977-1978 between two restorers and fourteen *ms*-lines. These hybrids are in trials on two, four or six stations (four replications each), depending of the seeds available. If one of these hybrids will outyield his male parent that would mean that the hybrid wheats are an interesting way to improve yields as all the *ms*-lines used suffer from some defect. Many of them are susceptible to diseases, and some others are not genetically far from the restorers tested. But a new spring $\times$ winter material of mexican origin performed well last winter in Versailles, and it could give us the opportunity to obtain better partners. The good ability to restore of our lines makes us able to use a larger range of genotypes as *ms* parents.

A look at the future

The B and R lines must be bred from different germplasms to increase the probability of obtaining a high level of heterozygosity.

But yielding ability, good climatic adaptation and sufficient level of disease resistance are important for the two groups of parents. Such characters indeed are essential for seed production and contribute also to the performances of the hybrids.

Thereafter it is possible to combine dominant and epistatic resistances and the selection must be done in proper conditions for such objectives.

A breeding program for the B lines has to be handled from a foreign germplasm but in the french conditions, with a view of obtaining a good adaptation to climate.

Methods like reciprocal recurrent selection with testcross could be used as a routine method.

And despite the progress attained with the cross VS 73-786, it will also be necessary to improve and to diversify the R-lines, but without any loss of the restoring ability.

Different methods of breeding are discussed with the view of reducing the number of the testcrosses needed.

Conclusion

This cross could give useful informations on the yielding potential of the hybrid wheats. It is also a good basis for the selection of new restorers.

Références bibliographiques

- ALLAN R. E., 1973. Yields of wheat hybrids of the *Triticum timopheevi* nucleocytoplasmic system. *Proc. 4th intern. Wheat Genet. Symp.*, Columbia, Missouri, 311-317.
- AURIAU P. et al., 1973. Hérité de la restauration de la fertilité mâle chez les blés hybrides. I. Résultats préliminaires. *Ann. Amélior. Plantes*, **23** (4), 315-332.
- AURIAU P. et al., 1975. Recherches sur la vigueur hybride chez le blé. I. Résultats d'essais réalisés en 1971-72 et 1972-73. *Ann. Amélior. Plantes*, **25** (2), 177-199.
- BALDY C., 1972, 1973. Sur l'énergie active en photosynthèse, son utilisation par des graminées au cours de leur développement. Cas particulier des peuplements de blé. *Ann. Agron.*, **23** (6), 685-699. *Ann. Agron.*, **24** (1), 1-31.

- BAHL P. N., 1971. *Chromosomal location, expressivity and inheritance of male fertility restoring genes in six R lines of wheat*. Dissert. for Ph. D. N. Dak. State Un., 85 p.
- CLAYTON P. B., ELLIS J. R. S., 1976. The genetic influence on preharvest sprouting in male sterile lines of winter wheat. *Cereal Res. Communic.*, **4** (2), 121-125.
- DONALD C. M., HAMBLIN J., 1976. The biological yield and harvest index of cereals as agronomic and plant breeding criteria. *Adv. Agron.*, **28**, 361-405.
- HAYWARD C. F. *et al.*, 1973. Items from Pioneer Hi-bred International, Inc. Department of Cereal Seed Breeding. *Ann. Wheat Newsletter*, **19**, p. 79.
- INGOLD M., 1974. La longueur de la paille dans les hybrides F₁ du blé (*Triticum aestivum*). *Recherche agron. Suisse*, **13** (1-2), 235-243.
- JÖNSSON JAN O., 1976. Pre-harvest sprouting problems in hybrid wheat breeding. *Cereal Res. Communic.*, **4** (2), 115-119.
- KENNETH L. et Betty L. GOERTZEN, 1976. Items from Seed Research Associate Inc. *Annu. Wheat Newsletter*, **23**, 28-29.
- LUCKEN K. A., 1973. Comparative use of cytoplasmic male sterility restoration systems in hybrid wheat breeding. *Proc. 4th Intern. Wheat Genet Symp.* Columbia, Mis, USA, 361-366.
- SAGE G. C., 1973. The expression of heterosis for yield in restored F₁ hybrid wheats and its interaction with seed rate and seed size. *J. agric. Sci. Camb.*, **81**, 125-129.
- SALM P. *et al.*, 1977. Items from Dekalb Agresearch, Inc. *Annu. Wheat Newsletter*, **23**, 21-22.
- SINHA SURESH K., KHANNA RENU, 1975. Physiological, biochemical and genetic basis of heterosis. *Adv. agron.*, **27**, 123-174.
- ZEVEN A. C., 1972. Plant density effect on expression of heterosis for yield and its components in wheat and F₂ versus F₃ yields. *Euphytica*, **21**, 468-488.
-

Tentatives de culture *in vitro* d'anthères et de fragments d'organes chez les *Prunus*

G. SEIRLIS, A. MOURAS* et G. SALESES

Station de Recherches d'Arboriculture fruitière,
Centre de Recherches de Bordeaux, I.N.R.A.,
33140 Villenave d'Ornon

* Laboratoire de Biologie cellulaire,
Université de Bordeaux II

Résumé

Deux aspects de la culture *in vitro* ont été envisagés chez les *Prunus* :

1. La culture d'anthères.
2. La culture de fragments d'organes.

La culture d'anthères mérite d'être mise au point chez ces espèces où le plus souvent l'auto-fécondation est impossible ou difficile.

Les tentatives réalisées chez divers pêcheurs et pruniers sur de nombreux milieux de culture, n'ont conduit qu'à la formation de cals. Par contre, sur le Cerisier et en particulier le cultivar « Ferracida », elles ont débouché d'abord sur des cals puis récemment sur quelques cas de régénération de pousses feuillées, puis de plantules entières. C'est la première obtention de cette nature chez les *Prunus*.

La culture de fragments d'organes avec objectif essentiel la multiplication végétative rapide de certains porte-greffes a été couronnée de succès chez trois pruniers. A partir de fragments de tige avec bourgeons axillaires il a été possible d'obtenir deux mois après la mise en culture initiale de nombreuses plantules racinées. Le rendement de ce processus doit pouvoir être amélioré et cette technique appliquée à d'autres porte-greffes.

Introduction générale

Les travaux concernant les cultures *in vitro* chez les *Prunus* sont peu nombreux et n'ont conduit que très rarement à des résultats positifs.

C'est pourtant un domaine qu'il paraît souhaitable d'exploiter et en particulier dans deux directions :

1. Les cultures d'anthères avec l'espoir d'obtenir des plants haploïdes puis des lignées homozygotes.

2. Les cultures de fragments d'organes afin d'envisager une micropropagation de certains sujets porte-greffes.

Dans l'ensemble du genre *Prunus* l'obtention de lignées homozygotes par autofécondation s'avère impossible pour un bon nombre d'espèces et reste indéniabement une tâche de longue haleine pour les autres. Alors que l'on ne rencontre que très rarement des cas de polyembryonie chez certaines de ces espèces, la culture d'anthères semble la seule voie digne d'intérêt pour la recherche de formes haploïdes et de lignées homozygotes. Celles-ci peuvent permettre en outre d'aborder certaines études de génétique, de cytogénétique, de biochimie ou encore certains programmes de mutagenèse. Enfin et secondairement, les tissus de l'anthère peuvent constituer une source de cals à potentialités régénératives non négligeable et se révéler par voie de conséquence comme un moyen de multiplication des tissus somatiques et d'obtention de matériel sans virus.

Par ailleurs, il semble intéressant de pouvoir multiplier certains de nos porte-greffes propagés habituellement par bouturage ligneux ou herbacé plus rapidement et plus rentablement par un processus à rendement plus élevé : la micropropagation *in vitro* paraît, à ce propos, digne d'intérêt et ce d'autant plus qu'elle peut sinon empêcher du moins ralentir la « recontamination virale » si l'on a soin de débiter la culture à partir d'un matériel sain. C'est quoi qu'il en soit, une technique de multiplication dont les résultats ne sont pas soumis aux aléas climatiques ou pathologiques. Elle implique cependant, pour être préférée aux techniques horticoles classiques, un très haut rendement compte tenu des frais que sa mise en œuvre occasionne.

Nous nous proposons de décrire ici les premières tentatives réalisées visant ces deux objectifs.

I. — Cultures d'anthères

Depuis les travaux de GUHA et MAHESWARI sur *Datura innoxia* en 1964, de nombreuses tentatives de culture d'anthères en vue d'obtenir des plantes haploïdes ont été réalisées; chez de nombreuses plantes herbacées elles ont conduit au succès et parmi celles-ci le Tabac reste la plante « modèle ». Certains résultats revêtent une importance particulière dans la mesure où ils peuvent s'intégrer dans un programme d'amélioration génétique; dans ce domaine s'il est bon de souligner les résultats obtenus chez le Blé (OUYANG *et al.*, 1973; PICARD et DE BUYSER, 1973), le Riz (NIIZEKI et OONO, 1968), les Triticales (WANG *et al.*, 1973 et Sylvie BERNARD, 1976) ceux qui ont été obtenus sur l'Asperge (DORÉ, 1974; THÉVENIN et DORÉ, 1976) restent les plus significatifs si l'on considère leur impact sur le programme d'amélioration de cette espèce.

Chez les plantes ligneuses pérennes et les arbres fruitiers en particulier les quelques tentatives réalisées n'ont jamais conduit à un succès total. HARN et KIM (1972) obtiennent des cals d'anthères chez le Pêcher et considèrent malgré l'absence de preuve cytologique qu'ils proviennent de microspores. JORDAN (1974) observe des microspores multicellulaires sur culture d'anthères de Cerisier et MICHELLON *et al.*, la même année obtiennent quelques cals haplo-, diplo- et triploïdes chez le Pêcher et l'Amandier; enfin MILLEWSKA *et al.* (1977) signalent des formes « embryoides torpedo » chez *Malus domestica*.

Il reste très difficile de tirer des données générales des nombreux résultats obtenus, en ce qui concerne les conditions de culture et le milieu de culture plus

particulièrement; la seule indication générale concerne sans doute le stade de mise en culture des anthères (J.-P. NITSCH *et al.* 1968). Ces conditions — milieu de culture stade de mise en culture, état physiologique de la plante... — doivent être telles qu'elles déclenchent une déviation dans le processus évolutif normal de la microspore; celle-ci conduira alors après plusieurs divisions successives, selon les espèces, soit à la production de cals haploïdes, soit à la production directe d'embryoïdes haploïdes.

Matériel et méthodes

1. — *Le matériel végétal*

Le matériel mis en culture appartient à trois espèces fruitières :

Pêcher : *P. persica* ($2n = 2x = 16$) cultivar "Springtime"

Prunier : *P. cerasifera* ($2n = 2x = 16$) clone P. 2175

P. domestica ($2n = 6x = 48$) clones P. 107, 707, 248, 149, 2444, 994

Cerisier : *P. avium* ($2n = 2x = 16$) clones V 1629, 340, 1021, 811, 978

P. cerasus ($2n = 4x = 32$) clones V 603 et 1280)

Dans l'ensemble du genre *Prunus* les mises en culture sont possibles seulement pendant un laps de temps très court (8 à 15 jours) une fois l'an, la conservation du matériel à un stade déterminé n'étant pas réalisable. De plus, la grande variation dans les stades phénologiques des bourgeons rend très difficile le choix d'une date précise de mise en culture à un stade cytologique déterminé. Aussi avons-nous dû mettre en œuvre un procédé spécial de prélèvement et de mise en culture afin de pouvoir disposer d'un échantillon assez important pour chaque traitement (1000 à 1200 (1000 à 1200 anthères).

Le stade des microspores est déterminé par un examen cytologique rapide et varie du stade tétrade au stade jeune pollen uninucléé.

2. — *Préparation du matériel*

Le matériel est désinfecté deux fois par une solution d'eau de Javel du commerce : pendant 15 minutes à 20 p. 100 sur bourgeons entiers isolés puis pendant 20 minutes à 10 p. 100 sur bourgeons débarrassés de leurs écailles.

Après plusieurs rinçages à l'eau stérile les bourgeons subissent des pressions modérées et contrôlées entre les parois d'un tube à essai et un piston en téflon : plusieurs tamisages permettent ensuite de séparer les anthères des restes des divers tissus. Les anthères en suspension dans l'eau stérile peuvent alors être distribuées à la pipette sur les milieux de culture. Seul, ce procédé permet de cultiver un grand nombre d'anthères.

Les milieux de cultures sont préparés selon GAUTHERET (1959) et la culture a lieu dans des tubes de 24 millimètres de diamètre, placés dans une salle dont la température est maintenue à $24^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ avec une photopériode de 16 heures de lumière et 8 heures d'obscurité, sous une intensité de 2000 lux.

Résultats

L'ensemble du travail comporte deux étapes : les cultures initiales et les essais de régénération.

1. — *Cultures initiales*

L'objectif essentiel était d'observer le comportement des anthères sur divers milieux préparés en combinant en qualité et en quantité milieux de base, auxines et cytokinines essentiellement (tabl. 1 et 2).

Les travaux de MICHELLON *et al.* sur Pêcher et Amandier ainsi que les essais que nous avons précédemment réalisés sur divers *Prunus* nous ont conduit à choisir comme milieu de base celui de MILLER (1965).

Alors que tous les milieux ont en commun macroéléments de MILLER, NaFe-EDTA, sucre et agar, microéléments, mélanges vitaminiques et facteurs de croissance varient en qualité et quantité déterminant cinquante milieux dont la composition figure dans les tableaux 1 et 2 selon qu'ils ont en commun la base I ou la base II.

Réponse des anthères aux milieux de culture

a) *Pêcher*

Les anthères ont été cultivées sur 35 milieux. Après un mois de culture, de nombreuses anthères gonflées ont éclaté puis formé des cals qui, pour la plupart semblaient sortir des tissus profonds de l'anthère (photo 1) alors que par ailleurs d'autres cals étaient formés plus précocement à partir des filets d'anthères. L'origine des cals apparemment d'origine interne n'a pu être précisée.

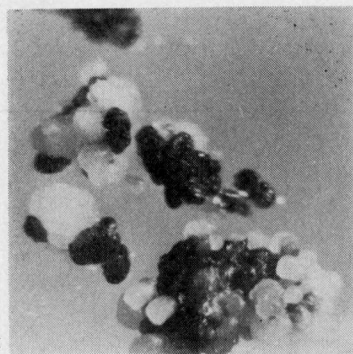
Trois milieux (27, 28 et 29) seulement ont permis une callogénèse assez importante (photo 2); les milieux 27 et 28 (cf. tabl. 2) qui sont les plus favorables sont utilisés pour multiplier les cals destinés à la deuxième phase du travail.

De ces observations peuvent être dégagés quelques faits intéressants en ce qui concerne le rôle des diverses substances pour la callogénèse :

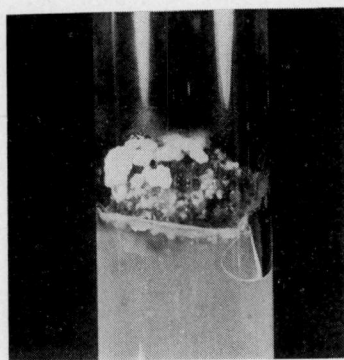
- Le 2,4 D est l'auxine la plus favorable.
- Le BAP est la cytokinine qui a donné les meilleurs résultats alors que la kinétine a un effet faible et l'adénine et la zéatine un effet quasi nul.
- Les facteurs de croissance sont indispensables à la callogénèse.
- L'association 2,4 D/BAP est l'association auxine-cytokinine la plus favorable.
- Le mélange vitaminique de MILLER s'est avéré supérieur à celui de MOREL ou de JAQUIOT.
- La glutamine et la serine ajoutées au milieu de MILLER standard (n° 1) aux doses respectives de 800 mg/l et de 100 mg/l ont un effet défavorable.

b) *Prunier*

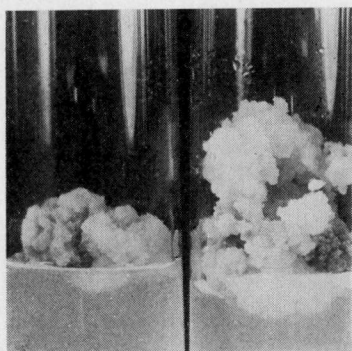
Trois clones mis en culture sur les mêmes milieux que le Pêcher ont été infectés par une bactérie située dans les tissus profonds des bourgeons. Pour les trois autres



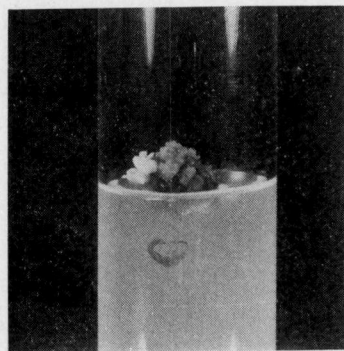
1



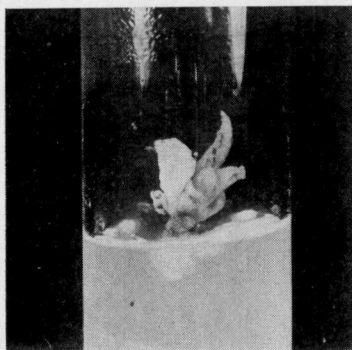
2



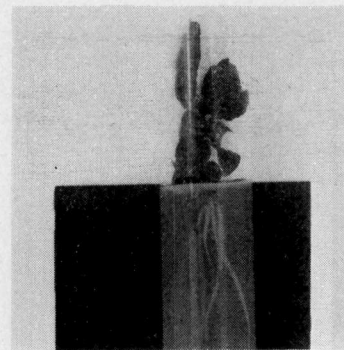
3



4



5



6

PLANCHE I

- Photo 1 : Cals formés à partir d'anthers de Pêcher après quelques jours de culture.
 Photo 2 : Cal développé sur la même espèce après plusieurs semaines de culture.
 Photo 3 : Cals développés à partir d'anthers de Cerisier après plusieurs semaines de culture.
 Photo 4 : Régénération d'une pousse feuillée sur cal de cerisier cultivar « Ferracida ».
 Photo 5 : Même pousse feuillée après croissance in vitro.
 Photo 6 : Plantule racinée issue de culture d'anthers de Cerisier, cultivar « Ferracida ».

TABLEAU I

Milieux à base I

Mélanges vitaminiques		MILLER		MOREL		JACQUIOT	
		AIA 10^{-7} 2,4-D 10^{-6} KIN $5 \cdot 10^{-7}$	0	AIA 10^{-7} 2,4-D 10^{-6} KIN $5 \cdot 10^{-7}$	0	AIA 10^{-7} 2,4-D 10^{-6} KIN $5 \cdot 10^{-7}$	0
Microéléments							
MILLER		1 - 10	4	7	11	12	—
HELLER		2	5	8	—	—	—
SKOOG		3	6	9	—	—	—

Base I: Sucre 3 p. 100.
 Agar 0,9 p. 100.
 macroéléments de MILLER.
 Inositol 100 mg/l.
 Na Fe EDTA 13,2 mg/l.

TABLEAU 2

Milieux à base II

Cytokinines		KIN 10^{-6}	AD 10^{-6}	ZEAT $5 \cdot 10^{-8}$	BAP				Sans cyto- kinine	Inositol
					10^{-7}	10^{-6}	$5 \cdot 10^{-6}$	10^{-5}		
Auxines	AIA	10^{-7}	15	16	18	—	17	—	—	100 mg/l
		10^{-8}	—	—	—	35	34	33	—	
2,4-D		10^{-7}	23	24	26	32	26	30	—	
		$5 \cdot 10^{-7}$	19	20	22	—	21	38	—	
		10^{-6}	—	—	—	29	28	27	39	
		$5 \cdot 10^{-6}$	—	—	—	—	—	37	40	
		10^{-5}	—	—	—	—	—	—	41	
AIA		10^{-6}	—	—	—	—	—	—	51	250 mg/l
2,4-D		$5 \cdot 10^{-6}$	—	—	—	—	—	43	46	
		10^{-5}	—	—	—	—	—	44	47	

Base II: Sucre 3 p. 100.
 Agar 0,9 p. 100.
 Macroéléments MILLER.
 Microéléments MILLER.
 Na Fe EDTA 13,2 mg/l
 Mélange vitaminique MILLER.

clones cultivés sur les milieux 27 et la série 37 à 53 (tabl. 2) si nous notons un gonflement des anthères, la callogénèse reste faible et très peu fréquente.

Les milieux utilisés pour le Prunier ne sont pas favorables à la callogénèse et cette espèce diffère donc de l'espèce Pêcher.

c) *Cerisier*

Sur sept cultivars mis en culture, six furent infectés par une bactérie non éliminée par la désinfection classique de surface; seul le cultivar « Ferracida » (V. 603 - *P. cerasus*) put être cultivé et donna des cals sur certains milieux parmi lesquels les milieux 39 et 43 (tabl. 2) s'avèrent les plus favorables.

Il est à remarquer que les cals formés sont mous et de couleur blanc-grisâtre (photo 3), donc très différents de ceux plus fermes et pigmentés qui sont observés chez le Pêcher.

Tout comme pour cette espèce, le 2,4 D est l'auxine la plus favorable à la callogénèse alors que le BAP donne une réponse très satisfaisante à des doses comprises entre $5 \cdot 10^{-6}$ et 10^{-5} . Quant à l'inositol il faut atteindre la dose relativement élevée de 250 mg/l pour noter un effet positif.

2. — Tentatives de régénération

Dans cette deuxième étape nous avons tenté en modifiant les milieux de culture d'obtenir des régénérations à partir de cals obtenus dans la première étape.

a) *Pêcher*

En admettant comme principe que les auxines fortes comme le 2,4-D inhibent la caulogénèse et que les cytokinines la stimulent nous avons préparé une série de milieux caractérisés par l'absence d'auxine ou le remplacement du 2,4-D par des auxines faibles comme AIA ou AIB.

Après deux mois de culture sur certains de ces milieux caractérisés en particulier par la présence d'Inositol (100 mg/l), d'AIB (10^{-6} à $5 \cdot 10^{-7}$) et de BAP (10^{-6}) on peut observer de nombreux nodules sur la surface ou à l'intérieur du milieu : ceux-ci n'ont jusqu'ici révélé aucune organogénèse.

b) *Cerisier*

Les cals du cultivar « Ferracida » ont été transférés également sur des milieux susceptibles de provoquer des manifestations organogènes : il s'agit de milieux déjà utilisés (tabl. 1 et 2) à savoir 39, 43, 45, 53 et 4 mais privés de 2,4-D).

Durant les trois premiers mois de passage les cals restent de couleur blanc-grisâtre, mous et ne forment aucun nodule d'aspect méristématoïde. Pourtant après quatre mois de culture, sur le milieu 39 sans auxine nous notons l'apparition d'une pousse feuillée sur un cal en voie de nécrose (photo 4); celle-ci présente une croissance relativement rapide et donne en deux mois sur le même milieu, une pousse

feuillée de 3 à 4 cm (photo 5). Par passage sur un milieu favorable à la multiplication des axillaires (P 7) et dont nous reparlerons dans la deuxième partie de ce travail, nous avons pu produire plusieurs pousses feuillées allongées, puis par repiquage sur ce même milieu privé de BAP obtenir rapidement des racines (photo 6); ceci nous a permis d'une part d'avoir une plantule entière actuellement cultivée en serre et d'autre part de réaliser un dénombrement chromosomique : la plantule possède 32 chromosomes comme le cultivar de départ mais cela, en soi, ne peut constituer une preuve absolue de son origine somatique.

Un peu plus tard plusieurs pousses feuillées apparaissent sur le même milieu puis, sur le milieu de MILLER sans facteur de croissance, nous observons dans un même tube une lame foliaire, plusieurs racines riches en zones pilifères et, dans le milieu, une touffe feuillée.

L'état chromosomique de ces nouvelles régénérations n'a pu encore être précisé.

II. — Culture de fragments d'organes

La culture *in vitro* est utilisée de plus en plus comme technique de multiplication végétative chez de nombreuses espèces florales ou fruitières. Tentée à partir de méristèmes afin d'obtenir des plants sans virus ou à partir de fragments d'organes, tiges, feuilles ou pétioles, cette méthode de micropropagation peut être considérée comme un outil précieux.

Si de nombreux résultats ont été obtenus chez les plantes herbacées, il n'en est rien chez les plantes ligneuses pérennes et tout particulièrement chez les arbres fruitiers. Pour les arbres forestiers nous pouvons signaler les succès obtenus sur *Populus* par JAQUIOT (1964), BERBEE et HILDEBRANDT (1972) sur *Ulmus* par JAQUIOT (1951), DURZAN et LOPUSHANSKI (1975), sur *Eucalyptus* par ANEJA et ATAL (1969). En ce qui concerne les espèces fruitières, nous relevons les travaux de CHATUVERDI et MITRA (1974) et KOCHBA et SPIEGEL-ROY (1976) sur *Citrus*, ceux de JONES *et al.* (1977) sur divers *Malus* et enfin ceux de MEHRA et MEHRA (1974) sur Amandier et BOXUS et QUOIRIN (1974) sur divers *Prunus*.

Parallèlement aux essais de micropropagation à partir de matériel âgé nous avons aussi réalisé des cultures à partir de fragments d'organes de plants juvéniles avec l'espoir d'obtenir des phénomènes organogènes et d'en préciser les conditions d'obtention comparativement aux tissus adultes.

Nous rapporterons donc ici les résultats relatifs à ces deux aspects.

Matériel et méthodes

a. — Tissus juvéniles

Des graines d'Amandier et de Prunier sont cultivées sur milieu de Knop sans facteur de croissance après une désinfection classique. Les plantules issues de cette culture fournissent les divers organes placés pour tentatives d'organogénèse sur milieux de MILLER, MEHRA et P 7 (FAVRE 1977) (tabl. 3). Les tubes de culture sont disposés à 25 °C avec une photopériode de 16 heures de lumière (sous 2 000 lux environ) et 8 heures d'obscurité.

TABLEAU 3

Composition des milieux

	SKOOG	MILLER	P ₇	QUOIRIN	MEHRA	KNOP
NH ₄ NO ₃	1 650	1 000	1 650	400	1 650	—
KNO ₃	1 900	1 000	1 900	1 800	1 900	125
CaCl ₂ 2H ₂ O	330	—	330	—	330	—
MgSO ₄ 7H ₂ O	370	71,5	370	3 600	370	125
KH ₂ PO ₄	170	300	170	2 700	170	125
Ca(NO ₃) ₂ 4H ₂ O	—	500	—	200	—	500
KCl	—	65	—	—	—	—
MnSO ₄ 4H ₂ O	22,3	14	0,1	0,1	22,3	0,1
ZnSO ₄ 7H ₂ O	10,6	3,8	1	1	10,6	1
H ₃ BO ₃	6,2	1,6	1	1	6,2	1
Cu(NO ₃) ₂ 3H ₂ O	—	0,35	—	—	—	—
(NH ₄) ₆ MO ₇ O ₂₄ H ₂ O	—	0,10	—	—	—	—
CuSO ₄ 5H ₂ O	0,025	—	0,03	0,03	0,025	0,03
CoCl ₂ 6H ₂ O	0,025	—	—	—	0,025	—
AlCl ₃	—	—	0,03	0,03	—	0,03
NiCl ₂	—	—	0,03	0,03	—	0,03
KI	0,83	—	0,01	0,01	0,83	0,01
FeCl ₃ 6H ₂ O	—	—	1	1	—	1
Na ₂ MoO ₄ 2H ₂ O	0,25	—	—	—	0,25	—
Na ₂ EDTA	37,5	13,2	—	—	27,3	—
FeSO ₄ 7H ₂ O	27,8	—	—	—	27,8	—
Aneurine	—	—	—	10 ⁻⁶	—	—
Panthenate Ca	—	—	10 ⁻⁶	5-10 ⁻⁷	—	—
Biotine	—	—	10 ⁻⁸	10 ⁻⁷	—	—
Meso-inositol	10 ⁻⁴	10 ⁻⁴	10 ⁻⁶	5-10 ⁻⁴	10 ⁻⁴	—
Riboflavine	—	—	—	10 ⁻⁷	—	—
Acide amino-benzoïque	—	—	—	10 ⁻⁶	—	—
Acide nicotinique	5-10 ⁻⁷	5-10 ⁻⁷	—	10 ⁻⁶	5-10 ⁻⁷	—
Acide folique	—	—	—	10 ⁻⁸	—	—
Vitam. B ₁	—	—	10 ⁻⁶	—	10 ⁻⁶	—
Pyridoxine HCl	5-10 ⁻⁷	10 ⁻⁷	—	—	5-10 ⁻⁷	—
Thiamine HCl	—	10 ⁻⁷	—	—	—	—
Thiamine	10 ⁻⁶	—	—	—	10 ⁻⁶	10 ⁻⁶
Glycocolle	2-10 ⁻⁶	—	—	—	2-10 ⁻⁶	—
Hydrolysate caséine	—	—	—	—	10 ⁻⁶	—
Sucre	3,5 p. 100	3 p. 100	2 p. 100	2 p. 100	3,5 p. 100	3,5 p. 100
Gelose	0,9 p. 100	0,9 p. 100	0,8 p. 100	0,8 p. 100	0,9 p. 100	0,9 p. 100
2,4 D	—	10 ⁻⁶	—	—	—	—
AG	—	—	—	10 ⁻⁷	—	—
AIA	—	10 ⁻⁷	—	—	—	—

b. — *Tissus adultes*

Les essais ont été réalisés à partir de divers *Prunus* pour la plupart utilisés comme porte-greffes.

<i>Pruniers</i>	: P. 2 736	<i>P. Marianna</i> ($2n = 2x = 16$)
	P. 2 817	Hybride diploïde ($2n = 2x = 16$)
	P. 2 790	<i>P. spinosa</i> ($2n = 4x = 32$)
	P. 2 032	<i>P. cerasifera</i> ($2n = 2x = 16$)
	GF 1 869	Damas de Toulouse ($2n = 5x = 40$)
	GF 8-1	Semis triploïde de Marianna
	GF 655-2	St Julien ($2n = 6x = 48$)
<i>Pêcher</i>	: GF 305	<i>P. persica</i> ($2n = 2x = 16$)
<i>Amandier</i>	:	<i>P. amygdalus</i> ($2n = 2x = 16$)
<i>Amandier</i> × <i>Pêcher</i>	:	clone GF 677

Les fragments d'organes, tiges avec ou sans bourgeon, feuilles et pétioles, sont prélevés sur des jeunes pousses d'arbres adultes, désinfectés dans une solution d'hypochlorite de calcium et mis en culture sur milieux de MILLER, QUOIRIN, MEHRA et P 7 (tabl. 3).

Résultats

I. — *Tissus juvéniles*

Sur les deux espèces utilisées, un mois après la mise en culture, des cals sont formés à la base des tiges, hypocotyles, racines et à la surface des feuilles.

La réponse des divers fragments aux divers milieux figure dans le tableau 4 :

TABLEAU 4

Organes	Amandier			Prunier		
	MILLER	MEHRA	P 7	MILLER	MEHRA	P 7
Tiges avec bourgeon	±	±	+++	++	±	±
Tiges	—	—	+	+	±	—
Feuilles	—	—	—	—	—	—
Hypocotyle	—	—	+	±	—	—
Racines	—	—	±	±	—	—

— : pas de cal; ± : très faible prolifération; + : léger cal; ++ : callogenèse moyenne; +++ : callogenèse importante.

Les meilleurs résultats concernant la callogénèse sont obtenus avec des fragments de tige comportant un axillaire sur le milieu P 7 pour l'Amandier et MILLER pour le Prunier.

Les cals d'Amandier repiqués sur milieu P 7, après six semaines, manifestent une organogénèse relativement importante : il s'agit d'une caulogénèse avec ébauches foliaires qui, en général, donnent des pousses feuillées plus ou moins allongées. Les tentatives faites sur P 7 sans BAP pour obtenir des racines à partir de ces pousses n'ont donné aucun résultat.

En outre après quatre mois de culture, on observe sur tous les milieux utilisés, une tendance très nette à la chlorose et une baisse sensible de la caulogénèse. La cause de cet accident reste à déterminer.

2. — *Tissus adultes*

Sur l'ensemble des dix génotypes utilisés, cinq ont donné des résultats positifs :

a) l'Amandier et le Prunier St. Julien ont produit des cals verts et importants, sur milieu P 7 uniquement mais aucune autre manifestation n'est à noter.

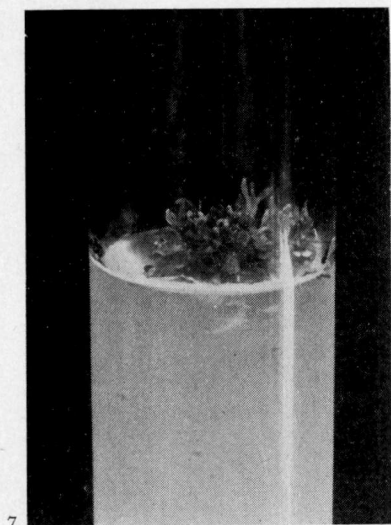
b) Trois pruniers utilisés comme porte-greffes ont permis l'obtention de nombreuses plantules entières : il s'agit de GF 8-1, GF 1869, et P 2736. Pour ces trois clones les meilleurs résultats sont obtenus sur milieu P 7.

Après mise en culture d'un fragment de tige avec axillaire, on note tout d'abord le démarrage de ce dernier puis la prolifération d'axillaires secondaires; deux mois après nous sommes en présence d'une masse de petits bourgeons verts (photo 7). Dans cette masse, sur le même milieu, certaines tiges s'allongent pour donner une pousse feuillée de 3 à 5 cm de hauteur (photo 8). Ces dernières, placées sur milieu P 7 sans BAP donnent des racines en 10 à 20 jours (photo 9). Les plantules entières ainsi obtenues peuvent alors être cultivées sur substrat normal en serre et présentent un développement satisfaisant. Il est donc possible d'obtenir des plantes entières à partir de fragments de tiges d'arbres adultes trois à quatre mois après la mise en culture initiale. A partir d'un même matériel de départ le processus, grâce à des repiquages périodiques, peut se poursuivre. Il s'agit donc d'une technique de multiplication intéressante, reposant sur un phénomène de prolifération de bourgeon sans passage par un stade cal.

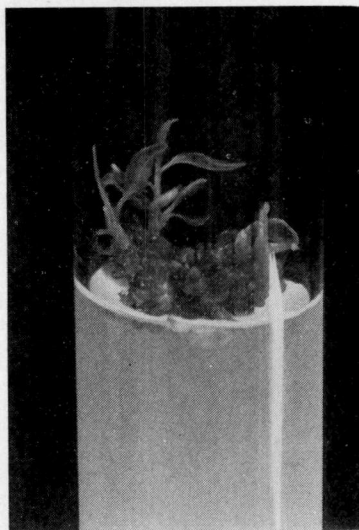
Conclusion et discussion

En ce qui concerne les cultures d'anthères les infections bactériennes non jugulées par une désinfection classique de surface ne nous permettent pas de tirer des conclusions sur l'effet des génotypes; cependant étant donné d'une part la variabilité existant au sein des espèces du genre *Prunus* d'autre part les résultats très divers obtenus chez le Pêcher, le Prunier et le Cerisier, on peut s'attendre à rencontrer au sein de ces espèces des réponses très variées vis-à-vis des milieux et des conditions de culture.

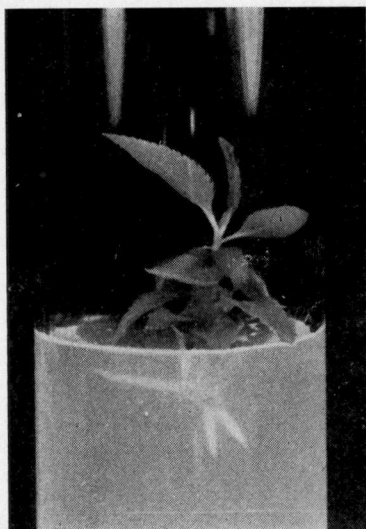
Le fait de n'avoir obtenu que des cals dans l'ensemble du programme développé ne peut signifier que l'on ne rencontrera pas chez les *Prunus* d'embryogénèse directe à partir des microspores : la situation peut, en effet, être modifiée d'une part par l'utilisation de milieux de culture différents, d'autre part par un contrôle



7



8



9

PLANCHE II

Photo 7 : *Multiplication in vitro : multitude de pousses feuillées obtenues à partir du prunier GF 8-1.*

Photo 8 : *Sur le même prunier, quelques pousses allongées.*

Photo 9 : *Plantule entière de GF 8-1 obtenue in vitro deux mois après la mise en culture initiale.*

plus rigoureux du stade des microspores lors de la mise en culture. Le fait d'avoir retenu de préférence les cals importants pour les tentatives de régénération est sûrement critiquable, le développement important d'un cal étant le plus souvent en liaison avec une origine somatique d'une part, une compétition s'établissant entre callogénèse somatique et développement du pollen d'autre part.

Si quelques faits importants peuvent être dégagés quant à la callogénèse chez ces espèces fruitières, il n'en est pas de même quant à l'organogénèse. En effet les seuls résultats sont ceux obtenus chez le Cerisier. Cependant, il s'agit en l'occurrence des premières obtentions de cette nature chez les *Prunus*; quelle que soit leur origine, elles montrent que les régénérations à partir d'un cal inorganisé chez ces espèces sont possibles; ces résultats ont donc une importance certaine.

Si nous avons testé l'influence de nombreux milieux, plusieurs facteurs restent incontrôlés ou mal contrôlés, en particulier stade de mise en culture, facteurs physiques (température, photopériode, intensité lumineuse) effet des traumatismes précédant la mise en culture... Ils devront être mieux contrôlés à l'avenir si l'on veut augmenter les chances de succès; nous en sommes conscients mais il reste difficile d'aborder à la fois tous les points à préciser chez des espèces où un seul prélèvement est possible annuellement.

En ce qui concerne la culture de fragments d'organes, les résultats obtenus à partir de matériel juvénile ne nous permettent pas de tirer de conclusion importante.

Par contre ceux qui portent sur le matériel adulte et plus spécialement sur trois de nos porte-greffes ont une importance indéniable. Il est intéressant de souligner que ces trois génotypes ont eu des réponses très comparables avec un même milieu de culture à savoir le milieu P 7 déjà utilisé par FAVRE sur la Vigne. La présence de BAP (à la dose de 5.10^{-7}) dans ce milieu n'empêche pas l'élongation, tout en favorisant la multiplication des bourgeons axillaires; cependant elle inhibe la formation des racines. On peut donc considérer que le rapport auxine-cytokinine de ce milieu constitue un équilibre intéressant pour mener à bien cette technique de micropropagation : elle nécessitera en effet un seul changement de milieu (P 7 sans BAP) pour l'obtention de racines. Les résultats déjà obtenus sont certes intéressants, mais il paraît souhaitable de chercher à améliorer le rendement de cette multiplication *in vitro* si l'on souhaite lui voir remplacer pour certains porte-greffes, la multiplication classique par bouturage. Parallèlement il sera intéressant de chercher à diminuer le coût de l'opération par l'utilisation de produits moins purifiés qui *a priori*, si l'on se rapporte à certains résultats obtenus sur d'autres espèces (FERSING, 1977) ne donneront pas de résultats inférieurs.

L'intérêt de cette technique serait « total » si elle permettait de multiplier certains porte-greffes qu'il reste difficile de multiplier par les techniques classiques : on doit remarquer en effet que nos résultats, comme ceux de JONES *et al.* (1977) sur porte greffes de type Pommier portent sur des individus répondant favorablement au bouturage. Cela n'enlève rien à l'intérêt de la micropropagation qui peut, grâce à un rendement élevé, remplacer le bouturage pour certains porte-greffes. Cependant il est souhaitable d'essayer d'étendre la technique à l'ensemble du matériel porte-greffe et cela constituera à l'avenir un de nos objectifs.

Summary

In vitro culture of anthers and organ fragments of Prunus

In *Prunus* two aspects are worth to be considered:

1. Anther culture.
2. Organ culture.

The androgenesis in these species constitutes more rapid or sometimes the only way to obtain homozygote lines. In addition, the obtention of haploids is liable to permit to approach the study of fundamental problems or a program of mutation breeding.

The organ culture can emerge as a technique of micropropagation which can replace the usual cutting method due to its high performance or other advantages it offers.

In these two ways, attempts have been carried out.

Anther culture

The first experiments have been carried out on various cultivars or clones of the species *persica*, *salicina*, *cerasifera*, *domestica* and *cerasus*.

It was necessary to point out a special technique for taking and distribution of anthers in order to work with an important sample.

MILLER's macroelements formed the basic media used and the microelements, vitamins and growth substances varied in quantity and quality as shown in table I and 2.

In peach and various plums, only callus formation was obtained.

2,4-D and BAP are respectively auxin and cytokinin the more favourable for callus formation. The attempts to obtain regeneration from the callus remained vain.

In cherries, after callus obtention it has been possible to note in various cases the regeneration of shoots which lead to complete plantlets after the formation of roots on the same media without BAP (photo 4, 5 and 6). The counting carried out on the first plantlet obtained revealed a number ($2n = 4x = 32$) identical to the original cultivar (*P. cerasus* - cultivar « Ferracida »). Irrespective of the origin of the plantlet, these results are obtained for the first time in *Prunus*.

Organ culture

In the experiments on various plums, peaches and almonds, the shoot leave, petiole and root fragments were used. The medias used where of MILLER, QUOIRIN, MEHRA and P 7 (Table 3).

With juvenile almond shoot fragments, the regeneration of shoots was possible but attempts for obtaining roots remained fruitless.

In various plum rootstocks (GF 8-1, GF 1869 and *P. Marianna*) on adult shoot fragments with axillary buds, we have obtained an important proliferation of axillaries; the shoots obtained formed roots rapidly on the same media without BAP (photos 7, 8 and 9).

The obtention of numerous plantlets from an axillary bud was thus possible in four months. This technique thus can be considered as a common method of propagation for numerous roots, stocks.

Références bibliographiques

- ANEJA S. and ATAL C., 1969. Plantlet formation in tissue cultures from lignotubers of *Eucalyptus citriodora*. *Hook current* (India), **38**, 69.
- BERBEE J., HILDEBRANDT A., 1972. Induction of callus and trees from stem tip cultures of a hybrid poplar. *In vitro*, **7**, 269.
- BERNARD S., PICARD E. et DE BUYSER J., 1976. Obtention de plantes haploïdes de *Triticale* hexaploïdes ($\times$ *Triticosecale* Wittmack) par culture *in vitro* d'anthers. *C. R. Acad. Sci.*, série D, **238**, 235-238.
- BERNARD S., 1977. Étude de quelques facteurs contribuant à la réussite de l'androgenèse par culture d'anthers *in vitro* chez le *Triticale* hexaploïde. *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (6), 639-655.

- BOXUS Ph. et QUOIRIN M., 1974. La culture de méristème apicaux de quelques espèces de *Prunus*. *Bull. Soc. R. Bot. Belg.*, **107** (1), 91-101.
- CHATURVEDI H. et MITRA G., 1974. Clonal propagation of *Citrus* from somatic callus cultures. *HortSci*, **9**, 118-120.
- DORÉ C., 1974. Production de plantes homozygotes mâles et femelles à partir d'anthers d'Asperge. *C. R. Acad. Sci., Série D*, **278**, 2135-2138.
- FAVRE J. M., 1977. Premiers résultats concernant l'obtention *in vitro* de néoformations caulinaires chez la Vigne. *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (2), 151-169.
- FERSING G., 1976. *Multipliation végétative de l'Anthurium andreanum Lind. et de l'Anthurium scherzerianum Lind. par la méthode des cultures de tissus in vitro*. DEA - Biologie cellulaire, Université de Bordeaux II.
- GAUTHERET R. J., 1959. *La culture des tissus végétaux. Technique et réalisation*, Masson et Cie Éditeurs.
- GUHA and MAHESWARI, 1964. *In vitro* production of embryos from anthers of *Datura*. *Nature*, London, **204**, 497.
- HARN and KIM, 1971. Induction of callus from anthers of *Prunus Armeniaca*. *Kor. J. Breeding*, **4**, 49-53.
- JACQUIOT, 1951. Action du méso-inositol et de l'adénine sur la formation de bourgeons par le tissu cambial d'*Ulmus campestris* cultivé *in vitro*. *C. R. Acad. Sci*, **233**, 815-818.
- JACQUIOT, 1964. Application de la technique de culture de tissus végétaux à l'étude de quelques problèmes de la physiologie de l'arbre. *Ann. Sci. Forestières*, **21**, 317-473.
- JONES O. P., HOPGOOD M. E. et O'FARRELL D., 1977. Propagation *in vitro* of M. 26 apple root-stocks. *J. hort. Sci.*, **51**, 495-499.
- JORDAN M., 1974. Multizelluläre Pollen bei *Prunus avium* nach *in vitro* Kulture. *Z. Pflanzenzüchtung*, **71**, 358-363.
- KOCHBA J. and SPIEGEL-ROY P., 1977. Cell and tissue culture for breeding and developmental studies of *Citrus*. *HortSci.*, **12** (2), 110-114.
- MEHRA A. and MEHRA P. N., 1974. Organogenesis and planlet formation *in vitro* in almond. *Bot. Gaz.*, **135** (1), 61-73.
- MICHELON R., HUGARD J. et JONARD R., 1974. Sur l'isolement de colonies tissulaires de Pêcher et d'Amandier à partir d'anthers cultivées *in vitro*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **278**, Série D, 1719-1722.
- MILEWSKA E., PAWLICZUK and KUBICKI B., 1977. Induction of androgenesis *in vitro* in *Malus domestica*. *Acta Hort.*, **78**, 271-276.
- MILLER C. O., 1965. Evidence for the natural occurrence of zeatin and derivatives compounds from maize which promote cell division. *Proc. Nat. Acad. Sci., USA*, **54**, 1052-1058.
- MURASHIGE T. and SKOOG F., 1962. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture. *Physiol. Plant.*, **15**, 473-497.
- NIIZEKI and OONO K., 1968. Induction of haploid Rice plant from anther culture. *Proc. Japan Acad.*, **44** (6), 454-457.
- NITSCH J. P., 1968. Experimental androgenesis in *Nicotiana*. *Phytomorphology*, **19**, 389-404.
- OUYANG T. W. et al., 1973. Induction of pollen plants from anthers of *Triticum aestivum* L. cultured *in vitro*. *Scientia Sinica*, **16**, 79-90.
- PELLETIER G. and M. ILAMI, 1972. Les facteurs de l'androgénèse *in vitro* chez *Nicotiana tabacum*. *Z. Pflanzenphysiol.*, **68**, 97-114.
- PICARD E. et de BUYSER J., 1973. Obtention de plantules haploïdes de *Triticum aestivum* L. à partir d'anthers *in vitro*. *C. R. Acad. Sci., Série D*, **277**, 1453-1466.
- QUOIRIN M., 1974. Premiers résultats obtenus dans la culture *in vitro* du méristème apical de sujets porte-greffe de Pommier. *Bull. Rech. agron. Gembloux*, **9** (2), 189-192.
- THÉLNIN L. et DORÉ C., 1976. L'amélioration de l'Asperge et son atout majeur la culture *in vitro*. *Ann. Amélior. Plantes*, **26** (4), 655-674.
- WANG Y. Y. et al., 1973. The induction of the pollen plantlets of *Triticale* and *Capsicum annuum* from pollen anther culture. *Scientia sinica*, **16**, 147-151.

Cytoplasmic male sterility in *Vicia faba* L.

IV. — A grand-mother effect

H. THIELLEMENT

avec la collaboration technique de Madina FÉRAULT et J. BLAISONEAU

Laboratoire d'Amélioration des Plantes, I.N.R.A.,
Université de Paris-Sud, Bat. 360 91405 Orsay Cedex

Summary

The "447" male-sterile cytoplasm is not yet useful to produce hybrid varieties of field beans. We try to obtain its stability through a maternal selection but we do not find any more S (male-sterile) plants in the offspring (F_{11}) of F_{10} S plants from BC₉ S plants. S plants give the same progeny as crossed by F (male-fertile) sister plants of freepollinated. And I plants give the same progeny as selfpollinated or freepollinated.

The I plants give different proportions of phenotypes depending if they are themselves issued from I plants or from SVI plants. That influence of the grand-mother plant on the offspring has been called a "grand-mother effect".

Introduction

To enhance and regularize yield in field beans (*Vicia faba* L.) could permit the extension of a european source of proteins. That goal could be reached by the production of hybrid varieties through the utilisation of a nucleo-cytoplasmic male-sterility system. But, since the discovery by BOND in 1957 of the "447" male sterile cytoplasm, no hybrid varieties has been produced, because of the lack of stability of that cytoplasm.

In fact, according to several authors (BOND *et al.*, 1966; BERTHELEM, 1970; BERTHELEM and LE GUEN, 1974) that so called "447" cytoplasm presents three peculiarities: (1) appearance of male fertility can be somatic where one plant shows different phenotypes, for instance male sterile and male fertile sectors, it is called "somatic reversion". (2) "447" cytoplasm is unstable and gives rise to male fertile plants in the progenies of crosses between cytoplasmic male

sterile and maintainer lines (maintainer for male sterility, no restorer factors in the genotype). (3) The restoration is permanent and is due to one dominant "major" gene. One quarter male sterile plants are expected in the F_2 of the hybrid between male sterile and restorer lines, but nearly all F_2 plants are fertile with the frequency of exceptions ranging from none to 3 out of 700, according to BOND *et al.*, 1966. Pollen from fertile plants or fertile sectors of plants described in (1) and (2) and from about one quarter of the F_2 plants (3) give the same offspring as a maintainer when tested on a male sterile line. This fact excludes a nuclear mutation from r/f to R/f . The three peculiarities could be, therefore, interpreted as a cytoplasmic modification from a sterile to a fertile state.

Earlier experiments led to the following observations: (1) A large heterogeneity in phenotype was observed in the ninth backcross (BC₉) of a male sterile line, both between and within plants (THIELLEMENT, 1977*b*). (2) The observed heterogeneity is due partly to somatic reversion causing a high proportion of the plants to show a more fertile (intermediate) phenotype. Each plant is affected independantly and all the tillers of one plant are affected simultaneously (THIELLEMENT, 1977*b*). (3) These modifications of the phenotype reflect some hereditary change since the different proportions of phenotypes in their offspring (see below Table 1 from THIELLEMENT, 1977*c*). (4) We exceptionally observe plants that exhibit an unusual somatic reversion towards a more male sterile state (THIELLEMENT, 1978).

The experiments reported here describe the segregation patterns of the different plant phenotypes in F_{11} (from BC₉ to F_{10} to F_{11}) and were addressed towards three questions: (1) Is it possible to obtain a stable male sterile cytoplasm by means of maternal selection? (2) What influence does the male parent have? (3) Does the phenotype of the grand mother plant have any effect on the offspring?

Material and methods

Material

The 9th back-cross (BC₉) of a spring type of field bean "Ad 23" (from BERTHELEM) on the "447" male-sterile cytoplasm was provided by the Institut National de la Recherche Agronomique.

Classification of flower phenotypes

Three phenotypes were defined by visual observations of the mature, unopened flowers: "S" for male sterile with no pollen detectable and shrunk grey-brown stamens. "F" for male fertile with abundant white pollen and usually black stamens. "I" for intermediate, semi-sterile flowers not classifiable as S or F.

In ALEXANDER's method (1969) for microscopic pollen coloration, these phenotypes correspond to less than 15 p. 100 of viable pollen grains and no pollen tube growth in DEXHEIMER's medium (1970) for S, and for I between 15 and 50 p. 100 viable pollen grains and some tubes growing in DEXHEIMER's medium.

Classification of plant phenotypes

Flowers on each tiller of each plant were observed approximately each week during the flowering period. Since one plant can present different flower phenotypes we recorded: (1) an "S", "I" or "F" for a plant showing the same flower phenotype on all the tillers throughout the flowering period. (2) "SVI" for a plant showing a sterile to intermediate phenotype for all the tillers simultaneously. (3) "IVF" for plants with intermediate to fertile flowers and (4) an "X" for plants with different tillers having different phenotypes, *eg.* "S/F" denotes a plant with an "S" main tiller and an "F" for one or more secondary tillers.

Generations

BC₉ plants displayed considerable phenotype heterogeneity; of 146 plants, 36 p. 100 were classifiable as S, 42 p. 100 as SVI, 19 p. 100 as I and 3 p. 100 as F. The "F₁₀" was obtained by open pollination of the BC₉ in isolation. The grains were harvested separately at each node of each tiller of each plant.

The table 1 shows the frequencies of the different plant phenotypes obtained from BC 9 (from THIELLEMENT, 1977c).

TABLE 1

F₁₀: Phenotypic frequencies in the F₁₀ progeny of open pollinated BC 9 plants

BC ₉ mother plant phenotype (number)	F ₁₀ progeny phenotype						Number of F ₁₀ plants
	S	SVI	I	IVF	F	X	
S(8)	.63	.13	.04	.00	.18	.02	45
S (pre) sectors of SVI(5)	.02	.14	.41	.00	.41	.02	51
I(6)	.00	.10	.33	.04	.50	.03	90
I (post) sectors of SVI(9)	.00	.06	.30	.00	.58	.06	77
F(2)	.00	.00	.00	.00	1.00	.00	24

BC 9 S plants gave in F₁₀ 63 p. 100 S plants but also varying amounts of the other phenotypes; whereas only F progeny were obtained from BC 9 F plants. The progeny of SVI plants were subdivided into that derived from S sectors and that from I sectors of the plants, since the 2 sectors gave different proportions of the different phenotypes when the comparison is made on the SVI plants which gave the two kinds of progeny (THIELLEMENT, 1977c). The "F₁₁" originated from the F₁₀ by free pollination, self pollination, or controlled crosses between F₁₀ plants.

Three generations were studied under the same conditions: a 16 hour photo-period in a greenhouse. The plants were spaced 0,6 m between the rows and 0,4 m within a row, allowing individual observation and favouring the tillering of the plants.

Results

1. — Offspring from S plants

In order to test the possibility of selecting maternally for a stable male sterile cytoplasm, the progeny of S plants from F_{10} , themselves derived from BC 9 S plants were scored. The offsprings were obtained partly from free pollination and partly from controlled pollination by pollen taken from fertile sister plants, i.e. FF_{10} plants from S BC 9 mothers. The progeny of 6 of these S derived from S plants were analysed and the results are presented in table 2.

TABLE 2

F_{11} : Offspring of S plants - Frequencies of the different plant phenotypes.

F_{10} S mother plants	F_{11} Phenotypes						Number of F_{11} plants
	S	SVI	I	IVF	F	X	
Freely pollinated	.00	.49	.06	.00	.57	.08	67
Crossed by F from S	.00	.57	.04	.00	.30	.09	23
Total	.00	.52	.05	.00	.35	.08	90

It can be seen that no second generation S plants were found. This result would seem to exclude the possibility of maternal selection towards a stable male sterile cytoplasm. Also, although the number of plants produced by controlled crosses is small, there was no difference between the two distributions. If all the F_{10} F plants from BC 9 S plants originated from an rf to Rf mutation, one should expect at least (and probably more) 50 p. 100 F plants in the controlled cross progeny. Therefore, it seems likely that no restorer genes were present in those F plants derived from S mothers, as had been previously supposed.

2. — Offspring from I plants

In order to determine whether any genetic difference between pollen taken from plants of different phenotypes could be detected, the progeny of some I plants of F_{10} was scored. The progenies of 9 I plants, the ones which gave seeds by both self pollination and free pollination, are presented in table 3. Those plants, chosen on their ability to selfpollination can, thus, be considered phenotypically similar, at the more fertile limit of the I class.

The χ^2 test performed on the 2 distributions (contingency Table 2 $\times$ 4) and by grouping of SVI + I and IVF + F classes (contingency Table 2 $\times$ 2)

TABLE 3

*F₁₁: Offspring of I plants obtained by self and free pollination
Frequencies of the different plant phenotypes*

F ₁₀ I Mother Plants	F ₁₁ Phenotypes						Number of F ₁₁ plants
	S	SVI	I	IVF	F	X	
Self pollinated	.00	.10	.32	.00	.53	.05	38
Free pollinated.	.00	.06	.32	.02	.46	.14	104
Total	.00	.07	.32	.01	.48	.12	142

show that there is no difference between the two kinds of progenies ($p > .50$). Therefore I pollen is equivalent to the circulating, mainly F pollen. The circulating pollen is supposed to be mainly from F plants since only a few I plants are able to selfpollinate, giving in that way few seeds and since all the F₁₀ plants gave seeds which indicate a good insect pollination and then a good circulation. This further confirms the maternal, cytoplasmic determination of the phenotype of the pollen.

It can also be seen that the general distribution is the same as that found in the preceding F₁₀ generation (see table 1).

Since we know the maternal genealogy of each plant, we can compare the progenies of the I plants originating from I plants of BC 9 on the one hand (4 mother plants) to that of the I plants originating from SVI plants of BC 9 on the other hand (5 mother plants).

The description of these progenies obtained both through self and free pollination is given in Table 4.

The χ^2 test made on the two distributions (Contingency table 2×4) gives a $.10 > p > .05$ and grouping SVI + I and IVF + F (Contingency table 2×2) $p < .02$.

That table indicates that the progeny of an I plant, itself derived from an

TABLE 4

*F₁₁: Offspring of I plants from I and from SVI plants
Frequencies of the different plant phenotypes*

F ₁₀ I Mother Plants	F ₁₁ Phenotype						Number of F ₁₁ plants
	S	SVI	I	IVF	F	X	
I from I.	.00	.12	.40	.00	.38	.10	52
I from SVI	.00	.05	.27	.02	.53	.13	91

I mother, is different from the progeny of an I plant produced by an SVI mother. The offspring of an I plant is thus dependant upon the phenotype of the grand mother plant. In that table, as in the previous ones, we sum the different individual progenies. As previously shown (THIELLEMENT, 1977c) there is a great heterogeneity between individual progenies, especially as concern the number of seeds harvested on each mother plant and then, in the number of plants in each phenotypic class.

Therefore the assumption that the progeny of an I from I plant is different of the progeny of an I from SVI plant must be understood as a general effect and not as true for each individual plant. That "grand mother effect" may thus be considered as a greater probability for an I plant to give a more fertile progeny when from an SVI plant than when from an I plant. This result further enhances the notion of maternal cytoplasmic determination.

Discussion

Instability of cytoplasmic male sterility has been reported in maize (SINGH and LAUGHNAN, 1972) and in pearl millet (BURTON, 1972, 1977; CLEMENT, 1975).

Except for permanent restoration, the same features have been encountered in some of the known cytoplasms of those two crops.

A genetic interpretation was proposed by LAUGHNAN and GABAY (1975) who suggested that episomal element may lead to pollen abortion when free in the cytoplasm, may be integrated either in the mitochondrial genome and behave as a cytoplasmic reverse mutation, or in the nuclear genome on various location with a restorer behaviour (LAUGHNAN and GABAY as cited by LEVINGS and PRING, 1978). CLEMENT (1975) prefers a hypothesis where the "plasmon" mutates from "S" to normal at a rate depending upon the nuclear background. Those two interpretations however provide for a sudden and random event and do not readily account for the phenomena encountered in field bean, particularly as concerns the "I" phenotypes and the simultaneous modification of all the tillers of one plant (the SVI, IVF plants).

We proposed earlier (THIELLEMENT, 1977a) a working hypothesis of cytoplasmic heterogeneity. In an unstable male sterile line, two kinds of plasmons coexist, those leading to male sterility and those to male fertility. They are present in different proportions for each plant, and these proportions can be stable, at least for the lifespan of a plant, leading to a similar pollen phenotype (S, I and F plants). The proportions can also be modified and then we observe phenotypic modification. The SVI plants are the most frequent examples where a progressive drift is seen towards a more fertile state.

The proportions can also be suddenly modified by unequal mitotic segregations. That is the case of the "X" plants. That is also what happens during female gametogenesis, and it leads to ovules with proportions different from those of the mother. It can be seen that this is not strictly speaking a maternal heredity, since the phenotype of the offspring is not always the same as that of the mother. At all times a selection pressure is acting, favouring the plasmons leading to male fertility.

The segregation patterns of F II are not inconsistent with the hypothesis. Moreover, the effect of the grand mother (Table 4) can be interpreted as a long term effect of the cytoplasmic instability occurring in SVI plants. We have seen that I sectors from SVI plants give a progeny globally more fertile than the

I plants themselves as discussed previously (THIELLEMENT, 1977c) (see table 1). The same result is obtained one generation later, I from SVI plants giving a more fertile progeny than I from I plants, suggesting the "instability potential" is more important in plants issued from an SVI mother.

That grand mother effect, here demonstrated on few families of I plants, has been confirmed at another level by recent experiments (THIELLEMENT, 1979) where are studied the offspring of X plants (F/I and I/F plants). When from an S plant, those F/I and I/F plants give a progeny entirely fertile, whatever the tillers; but when from an I phenotype, I tillers of F/I and I/F plants give different phenotypes (I, F, X) in their progeny.

The grand mother effect in *Vicia faba* can be compared to necessary delays of expression of cytoplasmic mutations. An event such as a reverse mutation of cytoplasmic DNA may take two generations to be expressed. It seems reasonable to suppose that since numerous molecules are present in any one cell and, without recombination, many mitoses would be necessary, even for a positively selected molecule, in order to reach the threshold necessary for expression of a new phenotype.

One question, for which we have as yet no answer, concerns the I phenotypes. Are they due to a mixture of two kinds of plasmons, in a relatively stable equilibrium, or are they due to an "allelic" I state, or both? We may point out that the segregations of phenotypes from I plants (whatever the grand-mother) is the same in F₁₀ and F₁₁ (tables 1 and 3) but that this is not the case for offspring from S plants (table 1 and 2). This may be considered as an argument for the stability, evidently relative, of the I state throughout succeeding generations.

Finally, the concept of cytoplasmic heterogeneity was first proposed by GRUN *et al.* (1962) as an interpretation of his observations between species of *Solanum*. It was later demonstrated for plants of a population in *Origanum vulgare* (KHEYR POUR, 1975) and in *Allium cepa* (BERNINGER, 1976) by genetic experiments. Some recent biochemical analyses of cytoplasmic DNA confirms this idea (QUETIER and VEDEL, 1977; LEVINGS and PRING, 1977, 1978; PRING and LEVINGS, 1978).

In Eucaryotes, experiments carried out in such diverse animals as *Paramecium aurelia* (ADOUTTE and BEISSON, 1972; SAINSARD *et al.*, 1974), *Drosophila melanogaster* (PICARD, 1971, 1977; BUCHETON, 1978; BUCHETON and PICARD, 1975, 1978) or *Culex pipiens* (FRENCH, 1970, 1978; SUBBARAO *et al.*, 1977) can be taken as interesting analogies.

Conclusion

For the plant breeder, it seems hopeless to obtain a stable male sterile cytoplasm by a maternal selection of the "447". But other ways are open to find new cytoplasms, especially through mutagenesis experiments.

It has been demonstrated recently (LE GUEN *et al.*, DUC, 1978) that the pollen phenotype is influenced by the temperature or by light and temperature combined stress. Consequently, the constant behaviour of the I phenotype throughout succeeding generations in greenhouse conditions seems very interesting to elucidate.

The experiments reported here suggest the influence of the grand-mother plant on the phenotypes of the offspring. That can be interpreted by the previously enounced hypothesis of cytoplasmic heterogeneity, but biochemical experiments are in progress in order to obtain a clear cut evidence of its validity.

Aknowledgements

Financial support was provided by A.M.S.O.L. Proteagineux. I would like to thanks Pr. Y. DEMARLY, Pr. J. C. MOUNOLOU and Dr. A. GALLAIS for the interest they have discussing the results and especially Dr. P. SIMPSON for her help writing this paper in english.

Résumé

La stérilité mâle cytoplasmique chez Vicia faba L. IV. — Un effet grand-mère

Le cytoplasme mâle-stérile « 447 » ne peut actuellement être utilisé pour produire des variétés hybrides de Féveroles. Nous rapportons ici les données recueillies lors de l'étude de la F_{11} (3^e génération en serre à partir du BC₉ de la lignée mâle-stérile Ad23/447).

Une sélection maternelle généalogique (pour cytoplasmique) à l'intérieur d'une lignée génétiquement homogène ne semble pas suffisante pour aboutir à un cytoplasme mâle-stérile stable utilisable en sélection. En effet, on ne retrouve plus de plantes S (mâle-stérile) dans la descendance de plantes S (F_{10}) issues de plantes S (BC₉) (tabl. 2).

L'importance du parent mâle n'apparaît pas puisque les plantes S (F_{10}) fournissent le même type de descendance en fécondation libre (isolement de la F_{10}) et en croisement avec les plantes sœurs F (mâle-fertile) issues de plantes S du BC₉ (tabl. 2). De même, les plantes I (intermédiaires) fournissent le même type de descendance en fécondation libre comme en autofécondation (tabl. 3).

On distingue par leur généalogie les plantes I (F_{10}) issues de plantes I (BC₉) des plantes I (F_{10}) issues de plantes SVI (BC₉). Ces deux groupes de plantes phénotypiquement identiques fournissent des proportions différentes des différents phénotypes (tabl. 4). On met ainsi en évidence l'influence du phénotype de la plante grand-mère sur la descendance (effet grand-mère).

Les plantes I donnent les mêmes proportions de descendants (dont environ 50 p. 100 de F) en F_{11} (tabl. 3) et en F_{10} (tabl. 1) contrairement aux plantes S (tabl. 2 et 1). Cette relative stabilité du phénotype I à travers les générations pose question.

L'ensemble de ces données sont discutées dans le cadre de l'hypothèse d'une hétérogénéité cytoplasmique.

References

- ADOUTTE A., BEISSON J., 1972. Evolution of genetically mixed mitochondrial populations in *Paramecium*. *Nature*, **235**, 393-396.
- ALEXANDER M. P., 1969. Differential staining of aborted and non-aborted pollen. *Stain Technol.*, **44**, 117-122.
- ASHRI A., 1976. Frequencies of plasmon types in a germ sample of peanuts, *Arachis hypogea*. *Euphytica*, **25**, 777-785.
- BERNINGER E., 1976. Évolution de la stérilité mâle cytoplasmique dans les populations d'oignon. *Ann. Amélior. Plantes*, **26**, 549-563.
- BERTHELEM P., 1970. *Rapport d'Activité de la Station de Rennes. INRA 1968-1970.*
- BERTHELEM P. and LE GUEN J., 1974. *Rapport d'Activité de la Station de Rennes. I.N.R.A.*, 1971-1974.
- BOND D. A., FYFE J. L., TOYNBEE-CLARKE, 1966. Male sterility in field beans. III. Male sterility with a cytoplasmic type of inheritance. *J. agric. Sci.*, **66**, 359-367.
- BUCHETON A., 1978. Non-mendelian female sterility in *Drosophila melanogaster* : influence of ageing and thermic treatments. *Heredity*, **41**, 357-369.
- BUCHETON A., PICARD G., 1975. Mise en évidence d'une influence partiellement héritable de l'âge sur un phénomène de stérilité femelle à déterminisme non mendélien chez *Drosophila melanogaster*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **281**, Série D, 1035-1038.
- BUCHETON A., PICARD G., 1978. Non-mendelian female sterility in *Drosophila melanogaster* : Hereditary transmission of reactivity levels. *Heredity*, **40**, 207-223.

- BURTON G. W., 1972. Natural sterility maintainer and fertility restorer mutants in Tift 23 A1 cytoplasmic male-sterile pearl millet, *Pennisetum typhoides* (BURM.) Stapf and Hubb. *Crop Sci.*, **12**, 280-282.
- BURTON G. W., 1977. Fertile sterility maintainer mutants of cytoplasmic male sterile pearl millet. *Crop Sci.*, **17**, 635-637.
- CLEMENT W. M., 1975. Plasmon mutations in cytoplasmic male-sterile pearl millet, *Pennisetum typhoides*. *Genetics*, **79**, 583-588.
- DEXHEIMER J., 1970. Recherches cytophysiologiques sur les grains de pollen. *Rev. Cytol. Biol. veg.*, **33**, 169-234.
- DUC G., 1978. *Modalités d'expression et hypothèses explicatives du manque de stabilité de la stérilité mâle cytoplasmique de la féverole (Vicia faba L.)*, Thèse D^r Ing. Univer. Paris-Sud Orsay, 59 p. + illustr.
- EDWARDSON J. R., 1970. Cytoplasmic male sterility. *Bot. Rev.*, **36**, 341-420.
- FRENCH W. L., 1970. Evidence for the segregation of cytoplasmic genes in *Culex pipiens* an advanced form of animal life. *Genetics* (Abstr.), **64**, S. 22.
- FRENCH W. L., 1978. Genetic and phenogenetic studies on the dynamic nature of the cytoplasmic inheritance system in *Culex pipiens*. *Genetics*, **88**, 447-455.
- GRUN P., AUBERTIN M., RADLOW A., 1962. Multiple differentiation of plasmons of diploid species of *Solanum*. *Genetics*, **47**, 1321-1333.
- KHEYR POUR A., 1975. *Déterminisme génétique et répartition écologique de la stérilité mâle cytoplasmique dans les populations naturelles d'Origanum vulgare L.* Thèse, Univ. Sc. et Techn. du Languedoc. Montpellier, 167 p.
- LASER K. D., LERSTEN N. R., 1972. Anatomy and cytology of microsporogenesis in cytoplasmic male sterile angiosperms. *Bot. Rev.*, **38**, 425-454.
- LAUGHNAN J. R., GABAY S. J., 1975. An episomal basis for instability of S male-sterility in maize and some implications for plant breeding, in « Genetics and Biogenesis of Mitochondria and Chloroplasts », édit. BIRKY *et al.*, Ohio State University.
- LE GUEN J. *et al.* (à paraître).
- LEVINGS III C. S., PRING D. R., 1977. Diversity of mitochondrial genomes among normal cytoplasm of maize. *J. Hered.*, **68** (6), 350-354.
- LEVINGS III C. S., PRING D. R., 1978. The mitochondrial genome of higher plants. *Stadler, Genet. Symp.*, **10**, 77-93.
- PICARD G., 1971. Un cas de stérilité femelle chez *Drosophila melanogaster*, lié à un agent transmis maternellement. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **272**, Série D, 2482-2487.
- PICARD G., 1976. Non mendelian female sterility in *Drosophila melanogaster*: Hereditary transmission of I factor. *Genetics*, **83**, 107-123.
- PRING D. R. and LEVINGS III, C. S., 1978. Heterogeneity of maize cytoplasmic genomes among male-sterile cytoplasm. *Genetics*, **89**, 121-136.
- QUETIER F. and VEDEL F., 1977. — Heterogeneous population of mitochondrial DNA molecules in higher plants. *Nature*, **268**, 265-368.
- SAINSARD A., CLAISSE M., BALMEFREZOL M., 1974. A nuclear mutation affecting structure and function of mitochondria in *Paramecium*. *Molec. gen. Genet.*, **130**, 113-125.
- SINGH A., LAUGHNAN J. R., 1972. Instability of S male-sterile cytoplasm in maize. *Genetics*, **71**, 607-620.
- SUBBARAO S. K., KRISHNAMURTHY B. S., CURTIS C. F., ADAK T. and CHANDRAHAS R. K., 1977, Segregation of cytoplasmic incompatibility properties in *Culex pipiens fatigans*. *Genetics*, **87**, 381-390.
- THIELLEMENT H., 1977a. La stérilité mâle cytoplasmique chez *Vicia faba* L. I. Historique et hypothèses. *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (2), 203-209.
- THIELLEMENT H., 1977b. La stérilité mâle cytoplasmique chez *Vicia faba* L. II. Hétérogénéité phénotypique d'une lignée mâle-stérile. *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (5), 547-553.
- THIELLEMENT H., 1977c. La stérilité mâle cytoplasmique chez *Vicia faba* L. III. Hérité des phénotypes polliniques. *Ann. Amélior. Plantes*, **27** (5), 555-562.
- THIELLEMENT H., 1978. Sur la réversion somatique de la stérilité mâle nucléo-cytoplasmique chez *Vicia faba* L. *C. R. Acad. Sci.* Paris, **287**, Série D, 29-32.
- THIELLEMENT H., 1979. Sur quelques descendance de plantes présentant simultanément deux phénotypes polliniques à déterminisme non mendélien chez *Vicia faba* L. *C. R. Acad. Sci.* Paris, **288**, Série D, 827-833.

Research on criteria and outlines of training systems for the grapevine. Extension to woody perennial plants (*)

A. CARBONNEAU

*Station de Recherches de Viticulture
Centre de Recherches de Bordeaux, I.N.R.A.
33140 Villenave-d'Ornon (France)*

Summary

From the data recorded both in typical commercial vineyards and in a training system experiment in the Bordeaux area, the agronomical importance of solar energy intensity within the canopy is pointed out and quantified. The possibility to use a convenient foliage index in order to measure solar energy intensity received by the leaves is described. The definition of some criteria and outlines of training systems has allowed to suggest the study of 4 main trellis inducing, for different economical choices, an optimum microclimate called the "U" system. A remarkable phenomenon of convergence had led to an extension of these results on the grape vine to the woody perennial plants in general, in consideration of some homothetical adaptations.

Evolution of vineyard management in the Bordeaux area

French vineyards are generally exposed to a temperate climate. In the Bordeaux area, there are two main influences: the first, oceanic, which tends to minimize hydric and thermic stresses; and a southern one which can induce some high air temperatures over 30 °C and even 35 °C, during June, July and August, and for several days.

In such conditions, many practical observations indicate that the best vintages are obtained during years which are the warmest and the sunniest within the

(*) This paper presents a synthesis of a communication at the XXth International Horticultural Congress (SYDNEY, 15-23 August 1978) "Research on criteria and outlines of training systems to reconcile vineyard management and wine quality in the Bordeaux area", and of new informations concerning the management systems of fruit trees proposed during this congress by CHALMERS, VAN DEN ENDE, VAN HECK (1978) and MAGGS (1978).

vegetative season. Hence, solar energy intensity received in the whole canopy is a primary factor.

For example, in the best vineyards of famous "Châteaux" in the Bordeaux area, the traditional "Cabernet-Sauvignon" vines grafted onto "Riparia Gloire", with narrow rows (1 m between rows), low trunks (0.2 m), severe summer pruning (0.9 m of foliage height), and low vigour, receive at least 40 p. 100 of the total ambient radiation expressed in Wm^{-2} (P.A.R.), and several ones up to 50 p. 100.

This management system is very expensive. In many vineyards, there is a tendency to prefer wide rows, high trunks, high vigour and to suppress summer pruning. Such canopies, with upward shoots trained on a single plane trellis, or with downward shoots not trellised at all are very dense: they receive from 15 to 20 p. 100 of the total ambient radiation (P.A.R.) only. They give generally a lower wine quality for similar yields and a higher susceptibility to *Botrytis cinerea*.

Our research, therefore, consists: firstly, of finding some essential relationships between natural microclimate, vine physiology and grape composition; secondly, of defining an optimum microclimate insuring a good wine quality for usual yield levels and some particular situations; finally, of creating it within wide-row training systems, quite cheap and potentially adapted to any mechanization system.

The description of our experimentation (treatments, methodology, first results) was presented in a previous paper (CARBONNEAU, CASTERAN and LECLAIR, 1978). We are particularly attempting to quantify, some essential relationships between microclimatic data and physiological measurements in natural conditions, using the fundamental approach of the whole plant biology.

Solar energy : differentiability in optimum or stress effects

In previous papers (CARBONNEAU, CASTERAN and LECLAIR, 1978; CARBONNEAU, 1978), it had been shown that the training systems induce a wide range of mean percentage of ambient radiation received in the whole canopy: 15 p. 100-35 p. 100.

The mean gross photosynthesis rate per unit of leaf area on all the season increases with solar energy intensity, but not linearly. There is a depressing effect of high temperatures (over 25 or 30 °C) according to KRIEDEMANN and SMART (1971), which tends to reduce the favourable effect of high light energy intensities in natural conditions.

The mean shoot leaf area at the end of growth increases with solar energy intensity up to medium values of solar energy intensity (about 25 p. 100) and decreases there-after, probably because of the effects of high temperatures.

The mean shoot gross photosynthesis rate (which is the product of the mean shoot leaf area and of the mean gross photosynthesis rate per unit of leaf area) shows a similar tendency.

The relationship between solar energy intensity and the estimated mean number of flowers per burst bud is generally quite linear, if floral initiation in the renewal area is ended before the occurrence of high temperatures.

The yield per hectare increases with solar energy intensity up to medium values of this parameter, and shows a plateau there-after: this is due to a decreased berry weight because of high temperatures effects and to a stronger competition between berries.

The relationship between berry sugar content and solar energy intensity is analogous to those including shoot gross photosynthesis and yield per hectare.

But the relationship between berry skin polyphenol (mostly anthocyanin) content and solar energy intensity is parallel to the previous ones up to medium values of solar energy, but increases strongly there-after (in the range of solar energy intensities studied). In this case, photosynthesis is not correlated to berry colouring.

Generally, a high accumulation of polyphenolic compounds in berries is associated, in our conditions where the climate after veraison is very temperate, with a high solar energy intensity received by the whole foliage. This result is confirmed by the microclimatic data of the best vineyards in the Bordeaux area, and the climatic values of the best years.

The synthesis of polyphenolic compounds, a primary factor for red wines quality, is certainly very complex. Many parameters interact: light on leaves and berries which has a favourable effect, according to RIBÉREAU-GAYON G. (1966); temperature on leaves and berries which presents an optimum value, according to KLEWER (1977); sugar accumulation in berries, particularly in the skin, which is favourable according to PIRIE and MULLINS (1976); water stress which is profitable, up to some extent, according to BOURZEIX, HEREDIA, MERIAUX, ROLLIN, RUTTEN (1977); shoot vigour, stimulated by excessive water and mineral supply, which is unfavourable; hormonal substances, like abscissic acid and ethylene, which have a favourable effect according to PIRIE and MULLINS (1976).

In our conditions, concerning the influence of training systems on polyphenol accumulation in the berry skin, it seems that the most important factor is the *microclimate* of the leaves. If in the whole canopy the leaves receive the maximum of solar energy: firstly, several thermic stresses will restrict the shoot vigour during the growing season and perhaps promote the formation of abscissic acid, ethylene or other substances; secondly, after veraison, a thermic optimum will be reached, which will allow the leaves to produce a good level of sugars and especially some "precursors" of polyphenols.

Definition of criteria and outlines of training systems

According to these observations, it is possible to define some criteria and outlines of training systems for most of the french vineyards (for the description of the systems see figure 1 and CARBONNEAU, CASTERAN and LECLAIR, 1978):

— Leaves must be very well exposed (like in the "U" system) in order to induce and intense accumulation of polyphenolic compounds in the berry skin, to give a good photosynthesis and hence a good berry sugar content (but not the maximum one like in "V" and "S" systems because of high temperatures effect), and also to stimulate a high floral initiation which insures a good yield in spite of a low berry weight.

— Bunches must be warm (by using divided or not very dense canopies, leaf removal, low trunks), in order to favour the accumulation of polyphenols and the degradation of malic acid, and to inhibit *Botrytis* which is a severe problem for "S" and "V" systems. But too well exposed berries at veraison lead to an over-optimum berry temperature during hot years ("Re", "Be", "He", "D" systems). This phenomenon has also been found concerning the microclimate of the cane renewal area in relation to floral initiation at the beginning of summer for the "D" system.

— Trunk must be short or half-long (not as in "D" and "S" systems) probably in order to insure a good water regime coupled with a good photosynthesis in poor soils.

— Pruning type must be of the half-long cane type in order to induce usual yield and quality levels for most of the varieties, or spur type for very fertile varieties.

The system which corresponds best to these criteria is the "U" system. It benefits from a better solar energy intensity than does the traditional vine in the same situation. In fact, by using wide-row training systems with an entirely divided canopy it is possible to obtain a more exposed foliage than by using narrow-row training systems with a necessarily undivided canopy. In the latter case there are twice more trunks per unit of foliage plane length, hence more superpositions of canes than in the former case; and generally summer pruning, which is compulsory to decrease the shading into the vineyard, induces a higher growth of laterals hence a higher foliage crowding.

Estimation of solar energy by a convenient foliage index

In order to easily select new training systems and to describe how a canopy can receive solar energy, it is interesting to present the elaboration of a new foliage index (table 1).

The first element is the simple sketch of the system where all the mean dimensions of the foliage curtains are standardized to 1 m high. This allows to compute the external and fully exposed section of the canopy "S" per unit of foliage height (fig. 1).

The second element, which has been suggested by SHAULIS (1975), is the number of nodes (or shoots) per meter of row (or canopy length): "N".

The third element is: the distance of planting projected on one or on each canopy plane "D", in combination with the mean horizontal length occupied by a trunk and not by the foliage "T" (equal to 0,2 m in our conditions), giving the real distance reserved for the foliage per meter of canopy plane length:

$1 - \frac{T}{D}$. The more numerous are the vines within the row the more frequent are the superpositions of the canes, for the same number of nodes per meter of row.

The last element is the leaf area "F" per unit of shoot length "L", hence $\frac{F}{L}$, which expresses the foliage crowding for a given growth.

The index itself "E" estimate the proportion of the total foliage area per unit of growth and canopy length $N \times \frac{F}{L}$ which benefits from the well exposed surface of the canopy per unit of canopy height and length: $\left(1 - \frac{T}{D}\right) \times S$.

Hence the formula is:

$$E = \frac{\left(1 - \frac{T}{D}\right) \times S}{N \times \frac{F}{L}}$$

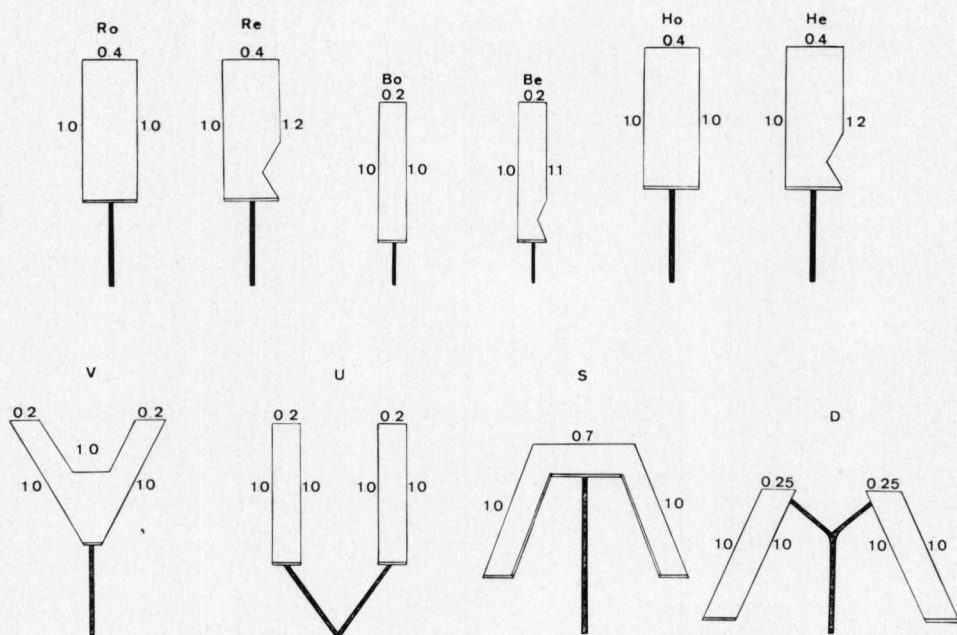


FIG. 1. — Sketches of the different training systems where all the mean dimensions (m) of the foliage curtains and the vines are unitised to 1 m high. Hence, all the mean dimensions are divided by the mean foliage height, for each system. Concerning Re, Be, He, where many bunches are issued out of the foliage, there is an increase of the external surface of the canopy, which is pointed out by a broken line.

— Thick line: trunk.

— Double line: not well exposed external surface of the canopy.

— Simple line: well exposed external surface of the canopy which allows to compute "S" (table 1).

Ro = Vine with: narrow rows, low trunks, vertical plane trellis, summer pruning.

Re = Vine with: narrow rows, low trunks, vertical plane trellis, summer pruning, many bunches issued out of the foliage.

Bo = Vine with: narrow rows, low trunks, vertical plane trellis.

Be = Vine with: narrow rows, low trunks, vertical plane trellis, many bunches issued out of the foliage.

Ho = Vine with: wide rows, half-high trunks, vertical plane trellis.

He = Vine with: wide rows, half-high trunks, vertical plane trellis, many bunches issued out of the foliage.

V = Vine with: wide rows, half-high trunks, half-divided and inclined trellis with a "V" shape.

U = Vine with: wide rows, half-high trunks, divided and vertical trellis with a "U" shape.

S = Vine with: wide rows, high trunks, downward shoots creating a half-divided canopy with a reversed "V" shape.

D = Vine with: wide rows, high divided trunks, downward shoots on 2 separated foliage curtains creating a divided canopy with a reversed "U" shape.

$$\text{The equation of dimensions is: } \frac{\frac{m}{m} \times \frac{m}{m}}{\frac{1}{m} \times \frac{m^2}{m}} = 1$$

This foliage index "E" has no dimension and does not involve neither the effects of leaf inclination and orientation nor, the shading induced by the adjacent

TABLE I

Computation of the foliage index " E " for the different training systems

Training systems	Ro	Re	Bo	Be	Ho	He	S	D	V	U
External section " S " per unit of foliage height $\left(\frac{m}{m}\right)$. .	2.4	2.6	2.2	2.3	2.4	2.6	2.7	4.5	3.4	4.4
Number of nodes per unit of length " N " $\left(\frac{1}{m}\right)$	10	10	10	10	20	20	20	20	20	20
Distance on one or on each canopy plane " D " (m) . .	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	2.2	1.1	2.2
Real distance " $1 - \frac{T}{D}$ " per unit of length $\left(\frac{m}{m}\right)$	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.91	0.82	0.91
Shoot leaf area (m ²) " F "	0.190	0.187	0.339	0.389	0.375	0.401	0.408	0.371	0.460	0.340
Shoot length (m) " L "	0.98	0.99	1.81	1.90	1.84	2.30	2.21	2.08	2.34	2.00
" F/L " (m)	0.194	0.189	0.187	0.205	0.204	0.174	0.185	0.179	0.196	0.170
$E = \frac{\left(1 - \frac{T}{D}\right) \times S}{N \times \frac{F}{L}}$	1.02	1.13	0.96	0.92	0.48	0.61	0.60	1.14	0.71	1.18
Mean % of ambient solar energy intensity received in the whole canopy	27,8 %	31,7 %	23,4 %	24,9 %	15,7 %	19,1 %	19,0 %	31,6 %	21,8 %	34,5 %

rows. In fact, the parameter " $\frac{F}{L}$ " integrates up to some extent the response of the grapevine to the previous factors. The other parameters ("T", "D", "S", "N") are quite independent of the physiology of the plant. This foliage index is measurable with a simple rule, in so far as it is possible to estimate leaf area with this instrument (CARBONNEAU, 1976a and b).

For "Cabernet-Sauvignon", in this trial, 28.19 E fits, with less than 1 p. 100 error, the mean percentage of total ambient radiation (P.A.R.) received in the whole canopy and measured precisely with a photoelectric cell. Hence, this foliage index "E" seems to be a good method to appreciate canopies characteristics and qualities.

But, because wine quality is due to a good equilibrium between leaves microclimate and berries microclimate, this index should be also computed for the level of bunches itself.

Adaptative trellis around a « U » system

Regarding the technical point of view, there are different ways to create a "U" system or the optimum microclimate previously defined, according to the variety, the mesoclimate and the economical conditions. In function of our first results and of HUGLIN's data (1977), we are experimenting now in collaboration with several colleagues:

Ms MÉRIAUX	: Agronomy, Paris (I.N.R.A.).
MM. CASTERAN, LECLAIR	: Viticulture, Bordeaux (I.N.R.A.).
M. DUMARTIN	: I.T.V., Bordeaux.
MM. HUGLIN, LEFORT, HUMBRECHT	: Viticulture, Colmar (I.N.R.A.).
MM. BISSON, REMOUE	: Viticulture, Loire Valley (I.N.R.A.).
MM. WAGNER, VERGNES, SAMSON	: Viticulture, Montpellier (I.N.R.A.).
M. SMART	: Australia (Roseworthy College).

in different areas, new "U" systems.

In fact, the definition of a "U" system consists only of a wide-row system (the distance between rows being approximatively twice the traditional one in the plot for a minimum density of planting of about 2.000 plants/ha), possessing a completely divided canopy with 2 vertical and very well exposed foliage curtains, warm but not directly exposed berries, and a low or a half-long trunk (maximum height: 1.2 m; minimum one: 0.6 m) associated with an upward orientation of the shoots approximatively up to 1 m above bunches.

Three principal considerations justify this basic definition:

1. The significant decrease in energy and labour inputs, mostly associated with a reduction in the numbers of vines and runs in the plot, by using wide rows. This is true for both manual or mechanical management systems.

2. The good adaptability to any mechanization system, by using not very low trunks (for mechanical harvesting requirements), pruning wires (insuring good regularity and stability necessary for mechanical harvesting and eventually for mechanical pruning), and in general a minimum of foliage wires on 2 planes (improving the accessibility to the bunches and the renewal area). These remarks are not valid for any particular kind of machine.

3. The optimum microclimate provided to the leaves and the berries, coupled firstly with solar energy intensity, by using a quite vertical and completely divided canopy but one that protects to some extent the berries from sun injury, and secondly with a good water regime probably insured by not very high trunks for poor soils. This must be adapted to the particular mesoclimate.

Around this basic definition, 3 different variation may occur:

1. The variation in the trellis width, according mostly to the thermic mesoclimate and also to the susceptibility of the variety to stresses.

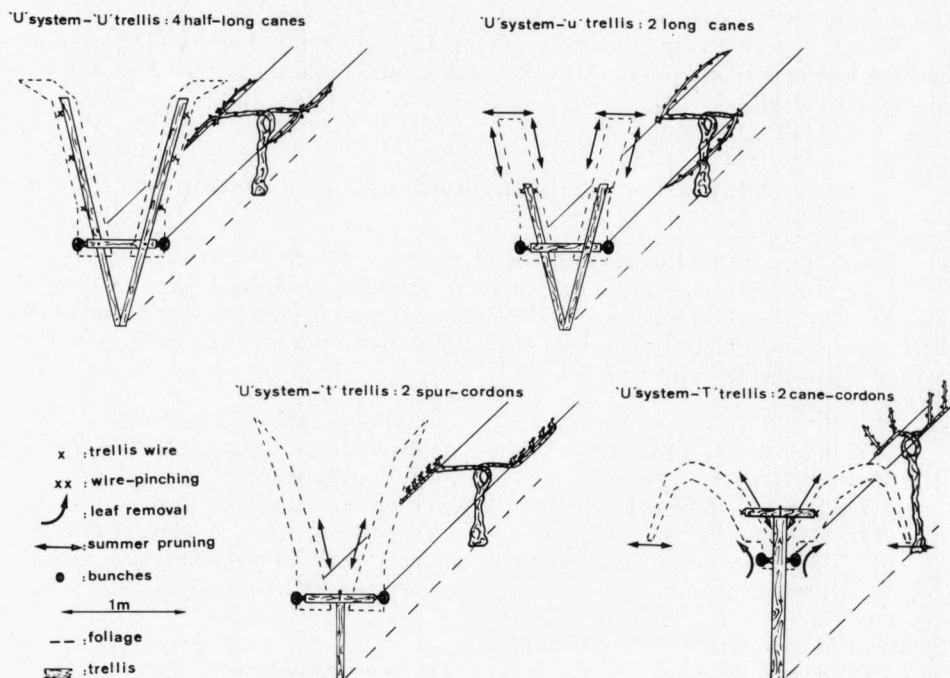


FIG. 2. — Sketches of the different new "U" systems.

2. The variation in the trunk height according to the composition of the soil and the freezing risks, and in the trunk shape (a divided reversely curved trunk in a "γ" form being more flexible hence more adapted to any shaking than a normally divided in a "Y" form trunk: MAY, 1978).

3. The variation in the pruning method and in the pruning level, according to the fertility of the variety, the yield requirements, the susceptibility to *Phomopsis viticola*, and the eventual mechanization (2 long canes, 4 half-long canes, 2 cane-cordons, 2 spur-cordons).

The only real problem inherent to the "U" system seems to be the cost of trellising per hectare. Although it is not higher than it is in the traditional training systems, it appears necessary to study the possibility to use both summer pruning and leaf removal around bunches in order to lighten the trellis. These two technics could be fully mechanized at the present time.

Now, there is no precise result concerning the response of the "U" system to summer pruning and leaf removal. Nevertheless, it is interesting to suggest some ideas for experimentation, in order to satisfy different economical choices.

Figure 2 illustrates 4 situations:

1. "U" system — "U" trellis or "open lyre" (in this case the vine is arbitrarily pruned with 4 half-long canes and the trunk has a "γ" shape): the trellis is high and installed with 2 inclined wood posts, as thick as in a traditional trellis, maintained by a cross wood piece extending beyond the posts and bearing the pruning wires at its extremities. This trellis is stronger and easier to establish than a trellis with a single and thick vertical post bearing many cross pieces, mostly with iron material (CASTERAN, 1976). The shoot positioning may be manual by twisting the shoots between the foliage wires or by using wire-pinching with



FIG. 3. — Wide-row training system of summer pruned « Cabernet-Sauvignon » vines, with a single foliage wire (cf. arrows). See the erect habit of the shoots within 1 m above the foliage wire without any training.

twin wires, or it may be eventually mechanized. Summer pruning is not necessary. This system could be mechanically harvested, both by using "slappers machines" wider however than they are at the moment; or, better, by using a pulsator harvester, for example a pruning wire shaking process, or a trunk shaking system.

2. "U" system — "u" trellis or "truncated lyre" (in this case the vine is arbitrarily pruned with 2 long canes and the trunk has a "γ" shape): the trellis is similar to the previous one but reduced in height. A regular summer pruning at the top and on each side of the foliage curtains allows to suppress 2 foliage wires, as it is shown in figure 3. Shoot positioning is very easy when one uses both wire pinching and summer pruning.

3. "U" system — "t" trellis or "erect lyre" (in this case the vine is arbitrarily pruned with 2 spur-cordons and the trunk has a "γ" shape): the trellis involves only a small vertical post and a cross piece, in so far as the variety pos-

ses, as "Carignan", a very well erect habit. In some cases, summer pruning or shoot positioning in the middle of the canopy could be necessary to obtain a "U" form.

4. "U" system — "T" trellis or "closed lyre" (in this case the vine is arbitrarily pruned with 2 cane-cordons or "tires" and the trunk has a "γ" shape): the trellis is similar to the previous one, but stronger and higher, in so far as the variety does not possess a good erect habit, as "Cabernet-Sauvignon" and especially "Merlot". In this case, the foliage exposure is good, but the berry microclimate must be improved by a quite intense localized leaf removal and, if necessary, by summer pruning at the end and in the middle of the canopy. It is interesting to note that this system could be mechanically harvested by the usual "slappers machines".

Extension to fruit-tree management systems

Since several years, a remarkable convergence about management systems occurs between the grapevine and many fruit-trees. For the grapevine, the tendency is to decrease the density of planting for the previously presented reasons; concerning the fruit-trees, the general evolution is the reverse one, but starting from the opposite situation of very low densities. The aims are mostly the shortening of the non fruitful period and the reduction in labour cost and painfulness.

In so far as the physiological responses of fruit trees (which are also "C₃" plants) to environmental factors (photosynthesis, growth, floral initiation, fruit maturation) are showing similar tendencies to these recorded on the grapevine (LEOPOLD and KRIEDEMANN, 1975), and according to the results of CHALMERS, VAN DEN ENDE, VAN HECK (1978) and MAGGS (1978), it is possible to suggest that some previously presented "U" systems of the grapevine could be experimented on fruit-trees, with consideration to a little homothetic adaptation of their dimensions and their material to the development of fruit-trees.

According to CHALMERS *et al.* (1978), the "Tatura trellis", which in fact is quite close to the "U" trellis, shows many advantages concerning the yield level, the homogeneity of fruit ripening, the adaptation to different kinds of mechanization. In comparison with the usual training systems, the great originality of the "Tatura trellis", which has been experimented on the main temperate fruit-trees, lies on a good exposure to the sun at all the levels inside the canopy. This is insured both by the trellis itself (fig. 4) and by summer pruning inside the "V" form.

Nevertheless, it seems that, if the training of the trees at an angle of about 65° is very convenient for mechanical harvesting and able to provide the middle of the canopy with much solar energy, the sides of the canopy between 2 adjacent "V" are certainly too shaded for our conditions, when the foliage curtains of these 2 adjacent "V" are too close together at the end of their growth. Following this up, it appears that this angle could be increased a little, for example up to the value of 75° like in the "U" trellis. This slope seems compatible with the mechanization requirements. Also, the bottom of the canopy would be more exposed if the cross piece would extend a little beyond the inclined posts, summer pruning being always necessary. In this case, the "V" shape is transformed into a "U" or a lyre form.

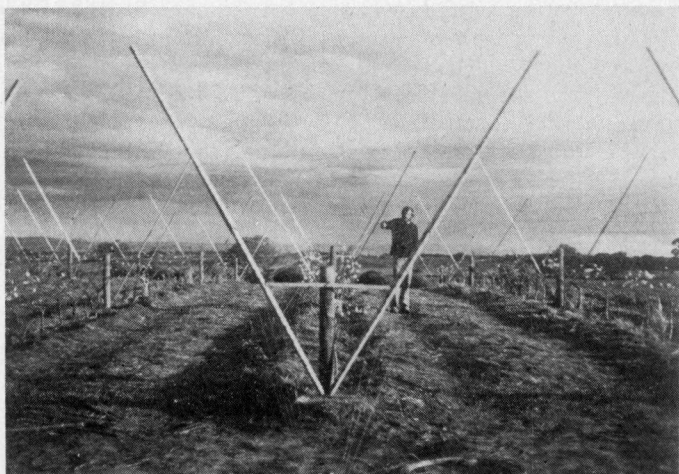


FIG. 4. — “Tatura trellis” on young flowering Peach trees at Roseworthy agricultural College (South Australia)

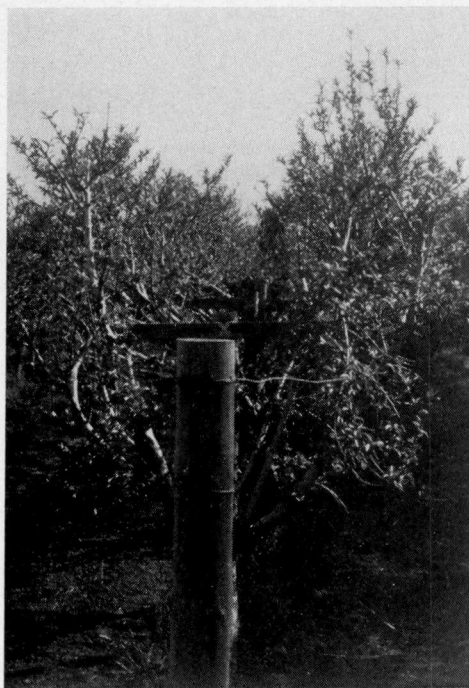


FIG. 5. — Hedging technique on adult Peach trees at springtime creating an open canopy (C.S.I.R.O. Merbein, Victoria).

Another criticism concerns the cost of the trellis, particularly dealing with a traditional context often using free forms. An answer to this problem could be the hedging technique once a year after harvest proposed by MAGGS (1978). This is a convenient and cheap method of maintaining woody species in required shapes and smaller than their normal size, which can be completed manually. Figure 5 shows that it is possible to create an open canopy by using hedging without a heavy trellising. Consequently, this technique, in combination with summer pruning, could be able to lighten the trellis and allow to use a training type like the "U" system — "u" trellis (a minimum of trellising seems necessary for training correctly the foliage).

In conclusion, it appears that our results obtained on the grapevine, in combination with the data recorded by CHALMERS *et al.* (1978) and MAGGS (1978), could be homothetically adapted to the woody perennial plants in general. The two training methods which would seem to show a large adaptation are: the "U" system — "U" trellis and the "U" system — "u" trellis. Nevertheless, it is necessary to verify these ideas by establishing precise experiments on different woody perennial plants, particularly on some species, as apricot-tree (CARRAUT, CLANET, LEGAVE, 1978), which are very susceptible to the microclimate.

Recu pour publication en décembre 1978.

Résumé

*Recherche de critères et de profils de systèmes de conduite de la Vigne.
Extension aux plantes ligneuses pérennes*

A partir de données enregistrées à la fois dans des vignobles commerciaux typiques et dans un essai de systèmes de conduite dans le Bordelais, l'importance agronomique de l'intensité de l'énergie solaire dans le couvert végétal est mise en exergue et quantifiée. La possibilité d'utiliser un index foliaire commode afin de mesurer l'intensité de l'énergie solaire reçue par les feuilles est décrite. La définition de quelques critères et profils de systèmes de conduite a permis de suggérer l'étude de 4 palissages principaux induisant, pour différentes options économiques, un microclimat optimum appelé le système « U ». Un remarquable phénomène de convergence a entraîné une extension de ces résultats sur Vigne aux plantes ligneuses pérennes en général, moyennant quelques adaptations homothétiques.

References

- BOURZEIX M., HEREDIA N., MERIAUX S., ROLLIN H., RUTTEN P., 1977. De l'influence de l'alimentation hydrique de la Vigne sur les caractéristiques anatomiques des baies de raisins et leur richesse en couleur, tanins et autres constituants phénoliques. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **284**, D, 365-368.
- CARBONNEAU A., 1976a. Principes et méthodes de mesure de la surface foliaire. Essai de caractérisation des types de feuilles dans le genre *Vitis*. *Ann. Amélior. Plantes*, **26** (2), 327-343.
- CARBONNEAU A., 1976b. Analyse de la croissance des feuilles du sarment de Vigne : estimation de sa surface foliaire par échantillonnage. *Connaiss. Vigne Vin*, **10** (2), 141-159.
- CARBONNEAU A., CASTERAN P., LECLAIR Ph., 1978. Essai de détermination en biologie de la plante entière de relations essentielles entre le bioclimat naturel, la physiologie de la Vigne et la composition du raisin. *Ann. Amélior. Plantes*, **28** (2), 195-221.
- CARBONNEAU A., 1978. Applications de l'étude de la photosynthèse sur différents systèmes de conduite à la sélection de variétés de Vigne. *Comm. II^e Symp. Intern. Amélior. Vigne, Bordeaux*, *Ann. Amélior. Plantes*, n° spécial, 313-320.

- CARRAUT A., CLANET H., LEGAVE J. M., 1978 (Private communication).
- CASTERAN P., 1976 (Private communication).
- CHALMERS D. J., 1978. Optimum productivity and simple mechanization for orchards - common or counter objectives? *Comm. XXth Intern. Hort. Congress, Sydney*.
- HUGLIN P., 1977. Influence des pratiques culturales sur la qualité de la vendange dans les régions tempérées. *O.V.R.I. Stellenbosch S. A.*, 359-372.
- KLIEWER W. M., 1977. Influence of temperature, solar radiation and nitrogen on coloration of Emperor grapes. *Amer. J. Enol. Vitic.*, **28** (2), 96-103.
- KRIEDEMANN P. E., SMART R. E., 1971. Effects of irradiance, temperature and leaf water potential on photosynthesis of vine leaves. *Photosynthetica*, **5** (1), 6-15.
- LEOPOLD A. C., KRIEDEMANN P. E., 1975. *Plant growth and development*. Ed. Mc Graw Hill Book Company, 2nd Edition, 545 p.
- MAGGS D. H., 1978. Fruit tree hedges maintained with a hedge cutter. *Comm. XXth Intern. Hort. Congress, Sydney*.
- MAY P., 1978 (Private communication).
- PIRIE A., MULLINS M. G., 1976. Changes in anthocyanin and phenolics content of grapevine leaf and fruit tissues treated with sucrose, nitrate and abscissic acid. *Plant Physiol.*, **58**, 468-472.
- RIBÉREAU-GAYON G., 1966. *Étude du métabolisme des glucides, des acides organiques et des acides aminés chez Vitis vinifera L.* Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris, série A, n° 4712, n° d'ordre 5360.
- SHAULIS N., 1975. Analyses of yield of grapes. *Comm. 26th Annual Meeting Am. Soc. of Enologists, San Francisco*.
- VAN DEN ENDE B., CHALMERS D. J., 1978. Design, management and productivity of the Tatura trellis. *Comm. XXth Intern. Hort. Congress, Sydney*.
- VAN HECK L. A. G., CHALMERS D. J., 1978. Mechanization of the Tatura trellis. *Comm. XXth Intern. Hort. Congress, Sydney*.
-

**Création par hybridation, de variétés de Noyer
(*Juglans regia* L.)
associant une floraison tardive à une mise à fruit très rapide
et une productivité élevée.
Exposé d'une méthode**

E. GERMAIN

*Station de Recherches d'Arboriculture fruitière
Centre de Recherches de Bordeaux, I.N.R.A.
33140 Villenave-d'Ornon*

Résumé

Un programme visant à créer par hybridation de nouvelles variétés de Noyer est décrit. Il a pour but d'obtenir des cultivars beaucoup plus productifs que ceux actuellement utilisés en France, tout en conservant une qualité de la noix et surtout une tardiveté de floraison équivalente.

I. — Introduction

Jusqu'à une période très récente, toutes les variétés de Noyer cultivées de par le monde et en particulier en France ont eu pour origine des semis obtenus en fécondation libre. Il s'agissait presque exclusivement soit d'autofécondations naturelles, soit de croisements de hasard entre géniteurs appartenant le plus souvent à un même écotpe.

Le premier programme de création variétale par hybridation contrôlée a débuté, en effet, il y a seulement 30 ans, en 1948, à l'Université de DAVIS en Californie (SERR, FORDE, 1956). Depuis cette date, ces recherches sur la génétique du Noyer n'ont cessé de se développer : elles occupent actuellement une place importante au sein des activités du Département de Pomologie de cette université (FORDE, 1975). Le gain génétique enregistré a été spectaculaire (SERR, FORDE, 1968; FORDE, 1976) mais les cultivars ainsi obtenus sont malheureusement mal adaptés aux conditions climatiques françaises.

Or, la culture du Noyer représente en France une part non négligeable de l'économie agricole de certaines régions. C'est ainsi que dans le Périgord et le

Dauphiné, plus de 20 000 exploitations, en général de petites dimensions, produisent annuellement entre 15 000 et 20 000 t de noix dont environ la moitié est exportée pour une valeur approximative de 60 à 70 millions de F. Le déclin de cette noyeraie qui d'ailleurs semble s'amorcer du fait d'une concurrence étrangère de plus en plus vive, risque par conséquent d'engendrer des problèmes économiques et sociologiques très importants.

L'inversion de cette tendance est, pensons-nous, essentiellement liée à la culture de variétés nettement plus productives que celles actuellement utilisées. Ces cultivars qui devront en outre présenter un débourrement tardif n'existent pas. Il nous a donc semblé urgent d'entreprendre sans tarder un programme de création variétale par hybridation ayant pour objectif l'obtention de variétés qui allieraient à la fois la productivité élevée des nouveaux hybrides américains et la floraison tardive des cultivars français. La justification de ce projet, les bases scientifiques sur lesquelles il s'appuie ainsi que les méthodes utilisées font l'objet de la présente note.

II. — justification du programme

Les variétés de Noyer créées récemment par l'Université de Californie présentent une mise à fruit extrêmement rapide et une productivité très élevée (tabl. 1).

TABLEAU I

Production comparée de la variété « Franquette » et de 12 hybrides sélectionnés par l'Université de Californie (fourchettes en kg par arbre enregistrées en absence de gel de printemps dans trois situations : Gironde, Dordogne, Gard)

Age des arbres	« Franquette »	Hybrides de l'Université de Davis
4 ans.	0,050 - 0,100	0,500 - 1,000
5 ans.	0,100 - 0,500	2,000 - 6,000
6 ans.	0,500 - 2,500	6,000 - 10,000
7 ans.	1,000 - 5,000	7,000 - 12,000
8 ans.	5,000 - 9,000	10,000 - 18,000
Production cumulée à 8 ans . .	6,650 - 17,100	25,500 - 47,000

Contrairement aux cultivars européens et en particulier français, ces hybrides possèdent en effet la caractéristique de produire des noix sur de petits rameaux latéraux disposés tout le long des branches (fig. 1 et 2, tabl. 2).

Ce type de fructification est dû au fait que l'induction florale intéresse non seulement des bourgeons situés en position terminale ou subterminale, comme c'est le cas général chez l'espèce *Juglans regia*, mais affecte aussi la plupart des

bourgeons latéraux des pousses de l'année. Sur ces dernières, la dominance apicale est d'ailleurs atténuée si bien que le débourrement de toutes ces productions fructières devient alors possible au printemps (fig. 3).

Certains de ces cultivars très productifs commencent à être multipliés sur une grande échelle en Californie. Les rendements par hectare obtenus avec ces



FIG. 1. — Cultivar « Midland ». Arbre de 7 ans. Rameaux fructifères courts.



FIG. 2. — Cultivar « Pedro ». Arbre de 5 ans.
Détail de la fructification répartie tout le long des branches.

hybrides sont environ le double de ceux enregistrés dans les meilleures conditions en France avec « Franquette ».

Ces variétés, malheureusement, ont toutes un débourrement précoce à très précoce (15 à 40 jours avant « Franquette »; tabl. 2, fig. 4). Les risques de gel sur fleurs sont donc trop importants en France pour que l'on puisse envisager de

TABLEAU 2

*Caractéristiques de quelques nouvelles variétés de noix californiennes.
Moyenne des observations effectuées à l'Ile d'Arcins (Gironde) entre 1975 et 1978*

Variétés	Origine	Date de débourrement par rapport à Franquette (en jours)	Pourcentage de bourgeons latéraux produisant des fleurs femelles	Soudure de la coque
« Franquette »	semis de « Franquette » semis d'« Eureka »	0	0	très bonne
« Payne »		— 37	80	bonne
« Eureka »		— 32	0	moyenne
« Waterloo »		— 19	0	moyenne
« Serr »	« Payne » × « PI 159568 »	— 41	50	moyenne
« Lompoc »	« Waterloo » × « Payne »	— 39	50	moyenne
« Ashley »	semis de hasard	— 35	90	moyenne
« Gustine »	« Waterloo » × « Payne »	— 35	70	moyenne
« Chico »	« Sharkey » × « Marchetti »	— 31	90	moyenne
« Marchetti »	« Payne » × « Eureka »	— 29	80	moyenne
« Midland »	« Franquette » × « Payne »	— 29	60	médiocre
« Vina »	« Franquette » × « Payne »	— 25	70	moyenne
« Amigo »	« Sharkey » × « Marchetti »	— 24	80	médiocre
« Pioneer »	« Franquette » × « Payne »	— 21	40	moyenne
« Tehama »	« Waterloo » × « Payne »	— 20	70	bonne
« Pedro »	« Conway Mayette » × « Payne »	— 17	90	mauvaise
« UC 61-25 »	(« Hartley » × « Payne ») × (« Conway Mayette » × « PI 18256 »)	— 6	80	très bonne



FIG. 3. — Cultivar « UC 61-25 ». Fleurs femelles réparties le long d'un rameau d'un an.



FIG. 4. — A gauche cultivar « Waterloo », variété californienne à débourrement précoce, au premier plan à droite cultivar « Franquette » (3 mai 1978).



FIG. 5. — Cultivar « Franquette ». Arbre de 6 ans. Détail de la fructification localisée à l'extrémité des rameaux d'un an.

planter ce matériel végétal, en particulier dans les zones traditionnelles de culture de l'Isère et du Périgord.

Il faut signaler que ce facteur climatique limitant n'existe pas dans le sud de l'Espagne où de nombreuses conditions favorables sont réunies pour permettre à ces hybrides américains d'extérioriser le maximum de leurs potentialités.

Ces cultivars présentent en outre généralement une soudure des valves du fruit faible à assez faible (tabl. 2) et les coques sont parfois mal lignifiées. Ces caractéristiques défavorables sont accentuées en France où la moyenne des tempé-

ratures estivales et le rayonnement global sont nettement inférieurs à ceux enregistrés en Californie.

Les variétés récemment sélectionnées en Europe de l'Est et principalement en Roumanie et en Bulgarie ne peuvent également être plantées en France. En effet, elles entrent aussi en végétation très précocement du fait de besoins en froid peu élevés et d'un « seuil thermique de débourrement » assez bas. Leur mise à fruit est par ailleurs relativement lente et leur productivité seulement moyenne, leur fructification étant, comme pour les variétés d'origine française, localisée à l'extrémité des rameaux d'un an (fig. 5). Enfin, la suture des coques est généralement faible et l'amande ou cerneau le plus souvent assez colorée.

III. — Bases scientifiques

Le programme de création variétale par hybridation en cours de réalisation n'a été rendu possible que grâce aux connaissances que nous avons acquises au cours de travaux préliminaires et surtout aux résultats obtenus par l'Université de DAVIS.

1. — Travaux préliminaires effectués par l'I.N.R.A.

Les observations réalisées depuis une vingtaine d'années dans nos collections variétales nous ont permis de bien cerner la variabilité qui existe dans l'espèce *Juglans regia*. Cette bonne connaissance du matériel végétal nous a aidé dans le choix des géniteurs, sachant entre autre que la résistance aux gelées de printemps était essentiellement à rapprocher de la plus ou moins grande précocité de débourrement des cultivars étudiés.

Parallèlement, nous avons pu préciser divers points concernant la biologie florale de cette espèce. C'est ainsi que nous avons déterminé qu'il n'existait pas d'incompatibilité pollinique et que le stade optimum de réceptivité des stigmates se situait juste avant leur complet développement (GERMAIN, JALINAT, MARCHOU, 1973, 1975). Au cours de ces recherches, les techniques d'isolement des fleurs et de conservation du pollen ont pu être affinées.

2. — Résultats obtenus à l'Université de DAVIS

L'étude génétique réalisée sur l'espèce *Juglans regia* par l'Université de DAVIS a porté sur 18 caractères du fruit et de l'arbre. Ceux-ci ont été observés pendant 14 ans sur 2 400 hybrides issus de 200 croisements faisant intervenir 38 géniteurs différents et principalement « Franquette » et « Payne » ou certains de leurs descendants.

Les principaux résultats publiés dans le cadre de cette étude sont les suivants (HANSCH, BERES, FORDE, 1971, 1972).

a) Les autofécondations donnent des résultats très médiocres, l'inbreeding ayant un effet dépressif très marqué chez *Juglans regia*, espèce généralement allogame du fait d'une dichogamie souvent importante.

b) Le type de fructification sur brindilles latérales peut être transmis en partie lorsque l'on utilise comme géniteur la variété « Payne » ou certains de ses

descendants possédant ce caractère (coefficient d'héritabilité calculé $h^2 = 0,39$). Dans le cas du croisement « Franquette » $\times$ « Payne », 15 p. 100 environ des hybrides produisent des fruits sur brindilles latérales. Le pourcentage s'élève à 25 p. 100 dans le cas d'autofécondations de « Payne » (SERR, FORDE, 1956).

c) A l'exception des coefficients d'héritabilité calculés pour ce type de fructification ainsi que pour la soudure de la coque ($h^2 = 0,38$), tous les autres coefficients d'héritabilité sont élevés et dépassent la valeur 0,80. Il s'agit de ceux concernant les dates de débourrement, de début de floraison mâle, de floraison femelle, de maturité du fruit, l'épaisseur de la coque, le poids et la forme de la noix et du cerneau. Dans le cas plus particulier du croisement « Franquette » $\times$ « Payne », les descendants sont distribués à peu près normalement, quant à leur date de débourrement (SERR, FORDE, 1956).

d) Il n'y a pas de corrélation phénotypique entre l'aptitude à fructifier sur brindilles latérales, et les dates de débourrement ou de floraison ($r = +0,06$).

La corrélation est assez forte ($r = +0,56$) si on compare les dates de débourrement et de maturité du fruit. Elle devient forte ($r = +0,80$) si l'on rapproche les dates de débourrement des semis en deuxième année et les dates de floraison des arbres adultes correspondants. Elle est par contre assez faible ($r = 0,21$) entre l'aptitude à fructifier sur brindilles latérales et la soudure de la coque.

Il ressort de ces observations qu'il est donc possible :

- de créer des variétés à la fois à floraison tardive produisant des fruits à partir des bourgeons latéraux des rameaux d'un an et possédant une bonne soudure à la coque;

- de sélectionner les hybrides pour leur tardiveté de floraison dès le débourrement en deuxième année de semis, c'est-à-dire avant plantation en parcelles d'études;

- qu'il est beaucoup plus difficile d'obtenir des variétés à cycle végétatif annuel court, c'est-à-dire à floraison tardive et à maturité du fruit précoce. La précocité de floraison des hybrides sélectionnés en Californie s'explique par le fait que l'obtention de variétés mûrissant précocement était un objectif prioritaire par rapport à la tardiveté de floraison. Les risques de gelées printanières dans cette région sont en effet inexistantes alors que les délais de transport des noix vers l'Europe constituent un lourd handicap pour les exportateurs américains.

Cette précocité de maturité du fruit n'est par contre pas d'une importance capitale pour la France qui cultive depuis toujours des variétés mûrissant tardivement.

IV. — Matériel et méthodes

1. — Choix des géniteurs

a) Description des géniteurs choisis

Les géniteurs femelles que nous avons choisis : « Franquette », « Meylannaise » et « Solèze » sont des variétés françaises à floraisons tardives ou assez tardives, produisant des noix de très bonne qualité.

« Franquette », cultivar à floraison tardive, a largement été utilisé avec succès dans les programmes d'hybridation de l'Université de Californie. C'est, parmi les

variétés françaises, celle qui présente la mise à fruit la plus rapide et la productivité la plus élevée. Sa noix et son cerneau sont d'excellente qualité.

« Meylannaise » est une variété à floraisons mâle et femelle très tardives et simultanées. La maturité du fruit est assez précoce. Elle présente une fructification régulière et abondante localisée sur des rameaux assez courts. Bien que la soudure des valves et de la coque soit parfois un peu faible, sa noix est de bonne qualité.

« Solèze » est un semis de hasard sélectionné récemment par l'I.N.R.A. Sa rapidité de mise à fruit est supérieure à celle de « Franquette ». Sa floraison et sa maturité sont assez précoces. Elle produit un fruit de gros calibre renfermant un cerneau de bonne qualité. La soudure des valves de sa noix est assez faible certaines années.

Les géniteurs mâles que nous utilisons présentent tous un pourcentage très élevé de fructification sur brindilles latérales. Il s'agit de 4 variétés américaines : « Payne », « Ashley », « Pedro » et « UC 61-25 ».

« Payne » est le géniteur qui est à l'origine soit directement soit par ses descendants de la quasi-totalité des hybrides sélectionnés en Californie. Ce semis de hasard multiplié sur la côte ouest des États-Unis, surtout à partir de 1920 n'a pas de parenté connue (FORDE, communication personnelle). C'est une variété à floraison très précoce, à mise à fruit très rapide et à productivité très élevée, 80 p. 100 des bourgeons latéraux de ses rameaux d'un an sont fructifères). Ses fruits de gros calibre sont de très bonne qualité.

« Ashley » est une variété à floraison très précoce, produisant une noix de qualité et dont la production est presque exclusivement localisée sur brindilles latérales.

« Pedro » est issu d'un croisement « Conway Mayette » × « Payne »; c'est parmi les hybrides sélectionnés par l'Université de DAVIS celui qui possède la floraison la plus tardive (17 jours avant « Franquette »). En l'absence de gelées de printemps, il est très productif en France. Sa noix est grosse mais la lignification de la coque et la soudure des valves du fruit sont le plus souvent insuffisantes.

« UC 61-25 » est un hybride de l'Université de DAVIS issu d'un croisement complexe entre « UC 49-46 » (« Hartley » × « Payne ») et « UC 53-57 » (« Conway Mayette » × « PI 18256 »). Sa date de floraison se situe seulement quelques jours avant celle de « Franquette ». Sa noix et son cerneau sont d'excellente qualité (calibre élevé, bonne soudure des valves). Bien que produisant en grande partie sur brindilles latérales, il possède une rapidité de mise à fruit inférieure à celles de « Payne », « Pedro » ou « Ashley ».

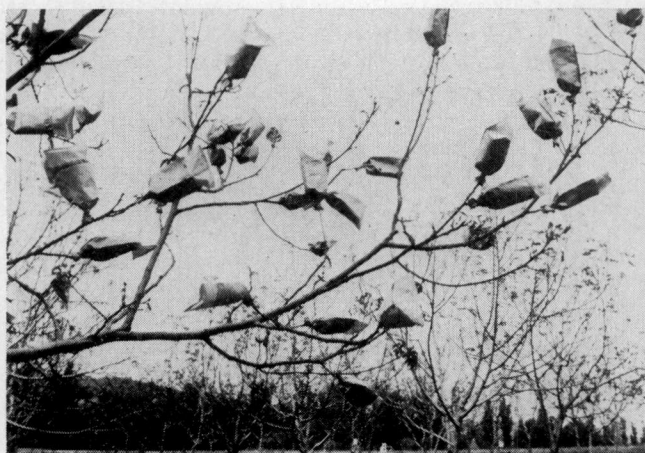
b) Programme de croisement

Compte tenu des caractéristiques phénotypiques de ces différents géniteurs et des modalités de transmission chez *Juglans regia* des caractères recherchés, nous avons choisi d'effectuer les sept croisements suivants :

- « Franquette » × « Payne »
- « Franquette » × « Ashley »
- « Franquette » × « Pedro »
- « Franquette » × « UC 61-25 »
- « Meylannaise » × « Payne »
- « Meylannaise » × « Pedro »
- « Solèze » × « UC 61-25 »

2. — *Réalisation du programme d'hybridation*a) *Techniques utilisées*

Les chatons sont récoltés lorsque les anthères du sommet de ces inflorescences mâles commencent à être déhiscentes. Ils sont alors placés à la température du

FIG. 6. — *Sachets d'isolement.*FIG. 7. — *Vue d'une partie du chantier d'hybridation (mai 1978).*

laboratoire ($\pm 20^{\circ}\text{C}$). Le pollen recueilli au bout de 12 à 18 h est mis à sécher pendant 2 à 4 h dans un dessiccateur au chlorure de calcium, puis est conservé par congélation à -18°C .

Les sachets utilisés pour isoler les fleurs femelles avant fécondation mesurent 40×20 cm. Ils sont composés d'un manchon rigide en papier kraft fermé à une extrémité par une toile très fine empêchant toute contamination pollinique et permettant une bonne aération (fig. 6 et 7).

Ces manchons sont posés sur des brindilles fructifères peu après le débourrement, dès que les fleurs femelles peuvent être repérées au milieu de la rosette de feuilles non encore déployées de l'inflorescence femelle. A ce stade, les styles n'ont pas encore commencé leur développement. Lors de ces isollements, les chatons présents sont éliminés ainsi qu'une partie des folioles des feuilles les plus développées. L'ablation de ces folioles permet de maintenir à l'intérieur du sachet d'isolement une hygrométrie pas trop élevée.

Les hybridations sont réalisées lorsque les stigmates sont au stade de pleine réceptivité, c'est-à-dire lorsque ceux-ci n'ont pas atteint tout à fait leur plein développement. Ils sont alors nettement divergents et présentent une coloration vert orangé. Le pollen est apporté à l'aide d'un pinceau et l'on profite de cette opération pour éliminer une seconde fois une partie de la surface foliaire emprisonnée dans le manchon d'isolement.

L'enlèvement des sachets a lieu environ 15 jours après cette opération, lorsque les stigmates sont complètement desséchés.

A l'approche de la maturité, les noix sont ensachées car elles ne sont récoltées que lorsque la déhiscence du brou ou écale est complète. Ces fruits sont stratifiés à $+4^{\circ}\text{C}$ dans de la perlite humide pendant environ 90 jours puis semés en serre dans des godets de plastique déchirable sur les arêtes mesurant $5 \times 5 \times 18$ cm. Les jeunes plants sont transplantés en pleine terre lorsqu'ils atteignent 5 à 6 cm de hauteur.

b) *Criblage des hybrides avant plantation en parcelle d'étude*

L'année suivant ce repiquage en pépinière, les semis à débourrement précoce sont repérés et éliminés. A l'issue de cette deuxième année de végétation, les hybrides conservés sont plantés directement en parcelle d'étude à 6×4 m, le greffage ne paraissant pas être pour cette espèce une méthode permettant de réduire la période juvénile des semis.

c) *Importance des croisements*

Compte tenu des taux de nouaison (20-30 p. 100), de germination (70-80 p. 100) et d'élimination des semis à débourrement précoce (70 à 90 p. 100) le nombre d'hybridations que nous avons prévu de réaliser pour chaque croisement se situe aux environs de 4 000. A partir de cette base, nous pourrions ainsi sélectionner précocement en pépinière pour chaque croisement une centaine de semis à débourrement tardif, parmi lesquels 10 à 20 p. 100 devraient présenter une fructification sur brindilles latérales. Actuellement, il n'existe pas de tests permettant de distinguer précocement les semis possédant ce type de fructification.

d) *Observations prévues*

Les observations effectuées en parcelles de sélection porteront sur les caractères suivants : port, vigueur de l'arbre, dates de débourrement, de floraison et de maturité, type de fructification, rapidité de mise à fruit, caractéristiques de la noix : calibre, soudure des valves, qualité du cerneau, rendement au cassage. Elles seront en principe réalisées à partir de la cinquième année suivant la plantation et porteront sur 2 à 3 récoltes successives.

Une première présélection pourra donc être faite 8 ans après plantation.

V. — Etat d'avancement du programme et perspectives

A l'issue des programmes d'hybridations réalisés au cours des printemps 1977 et 1978, on peut considérer que près d'un tiers des croisements prévus ont été effectués (tabl. 3).

TABLEAU 3

Détails des hybridations réalisées en 1977 et 1978

Année des croisements.	Nombre d'hybridations réalisées		Nombre de fruits récoltés		Nombre d'hybrides obtenus
	1977	1978	1977	1978	1977
« Franquette » × « Payne »	2 994	1 080	531	442	152
« Franquette » × « Ashley »	—	1 903	—	510	—
« Franquette » × « Pedro »	700	830	218	255	49
« Franquette » × « UC 61-25 »	—	367	—	138	—
« Meylannaise » × « Payne »	—	508	—	339	—
« Meylannaise » × « Pedro »	—	290	—	158	—
Total	3 694	4 978	749	1 842	201

Les résultats enregistrés en 1977 ont été médiocres du fait de conditions climatiques défavorables au moment de la fécondation et de pertes importantes survenues après semis par asphyxie radiculaire (submersion temporaire de la parcelle).

Les hybrides créés en 1977 seront, après criblage, plantés en parcelle d'études dès l'hiver 1979-1980. Une présélection pourra donc être effectuée sur cette première tranche de plantation aux environs de 1986. Elle se poursuivra sur les tranches suivantes jusqu'aux environs de 1990.

A l'issue de ce travail de sélection, les nuciculteurs français devraient pouvoir disposer de quelques nouveaux cultivars alliant à la fois une mise à fruit rapide, une productivité élevée, avec un débourrement tardif et une qualité du fruit identiques à ceux de nos variétés actuelles.

VI. — Discussion — Conclusions

La fréquence élevée des gelées printanières, principalement dans les zones traditionnelles de production, interdit en France la culture des variétés de Noyer à floraison précoce. Les cultivars récemment sélectionnés dans les pays d'Europe Centrale ou créés en Californie, bien adaptés aux conditions climatiques de leur

pays d'origine, présentent ce caractère défavorable ainsi qu'une qualité du fruit inférieure à celle de nos variétés traditionnelles. Il ne peut donc être question de les multiplier dans notre pays.

Les nouveaux hybrides cultivés en Californie possèdent par contre une mise à fruit rapide et une productivité très élevée. Ces deux caractéristiques, qui n'existent pas chez les cultivars européens sont liées au fait qu'un pourcentage important des bourgeons latéraux portés par les rameaux d'un an sont florifères.

L'apparition de ces cultivars américains à productivité très élevée mais mal adaptés à nos conditions climatiques nous a donc amené à débiter en 1977 un programme de création variétale par hybridation orienté essentiellement sur l'obtention d'hybrides présentant à la fois ce type de fructification mais aussi une floraison tardive. Les bases génétiques permettant d'atteindre cet objectif existent. L'on sait en effet qu'il n'y a pas de corrélation entre les dates de floraison et l'aptitude à fructifier sur des brindilles latérales et que l'utilisation comme géniteurs de la variété « Payne » ou de certains de ses descendants permet d'obtenir un pourcentage non négligeable d'hybrides possédant ce type de fructification.

Il est par ailleurs possible d'éliminer précocement dès le stade de la pépinière les semis à débourrement précoce, une bonne corrélation existant entre leurs dates de débourrement et la précocité de floraison des arbres adultes correspondants.

Ce pourcentage d'élimination étant élevé nous avons préféré, compte tenu des moyens disponibles, réaliser un nombre important d'hybridations par croisement plutôt que d'augmenter le nombre de croisements. En choisissant cette voie, nous pourrions disposer, pour chaque combinaison, d'un nombre suffisant d'individus à floraison tardive et ainsi débiter, avec des chances importantes de succès, un tri en fonction du type de fructification et des caractères de la noix, dès la cinquième année suivant leur plantation en verger d'études.

Reçu pour publication en décembre 1978.

Summary

*Breeding programme for late flowering, early bearing
and high yielding walnut varieties (Juglans regia L.).
Setting forth of a method*

A programme aiming at breeding new varieties of walnut is described. Started in 1977, this project has for object of achieving cultivars much more productive than those growing now in France, while keeping the same quality of the nut and particularly an equivalent lateness of flowering.

The used methods to obtain this purpose rest on the following scientific basis:

— The characteristic fruitfulness of laterals, characteristic which brings about very early bearing and high yielding can be handed down by making use of "Payne" variety or some seedlings of his progeny as one of parents.

— There is no correlation between this type of fructification and the lateness of the leafing out or the flowering.

— On the other hand, this correlation is high between the leafing date of the two years old seedlings and the flowering date of the same mature trees.

According to these data, it has been decided to effect the seven following crosses:

"Franquette" × "Payne", "Franquette" × "Ashley", "Franquette" × "Pedro", "Franquette" × "UC 61-25", "Meylannaise" × "Payne", "Meylannaise" × "Pedro", "Solèze" × "UC 61-25".

4 000 pollinations are made for each.

At first, the obtained seeds are put in a nursery and after a first screening made in the

beginning of the second year, the offsprings retained for their late leafing out are set, not grafted, in an orchard. A first selection is got eight years after this planting at the end of two of three years' observation.

Références bibliographiques

- FORDE H. I., 1975. Walnuts. In YANICK J., MOORE J. N., *Advances in Fruit Breeding, Purdue Univ. Press*, 439-455.
- FORDE H. I., 1976. Varieties old and new. *Diamond walnut news*, fev. 1976, 8-9-10-15.
- GERMAIN E., JALINAT J., MARCHOU M., 1973. Biologie florale du Noyer (*Juglans Regia* L.). *Bull. tech. Inf.*, **282**, 661-673.
- GERMAIN E., JALINAT J., MARCHOU M., 1975. Divers aspects de la biologie florale du Noyer. In BERGOUNOUX F., GROSPIERRE P. *Le Noyer*, 13-27, INVUFLEC, Paris.
- HANSCHÉ P. E., FORDE H. I., BERES V., 1971. Genetic engineering. *Diamond walnut news*, oct. 71, 8-9-17-19-21.
- HANSCHÉ P. E., BERES V., FORDE H. I., 1972. Estimates of quantitative genetic properties of walnut and their implications for cultivar improvement. *J. Amer. Soc. hort. Sci.*, **97**, 279-285.
- SERR E. F., FORDE H. I., 1956. Walnut breeding. *J. Amer. Soc. hort. Sci.*, **68**, 184-194.
- SERR E. F., FORDE H. I., 1968. Ten new walnut varieties released. *Calif. Agric.*, **22** (4), 8-10.
-

La stérilité mâle cytoplasmique du Tournesol

II. — Influence de la génétique et du milieu sur la restauration de la fertilité

P. LECLERCQ

avec la collaboration technique de Jacqueline PHILIPPON et de Lucie LECLERCQ

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches de Clermont-Ferrand, I.N.R.A.
Domaine de Crouelle
61300 Clermont-Ferrand

Résumé

Au cours de l'étude de plusieurs descendances en disjonction pour la stérilité mâle cytoplasmique du Tournesol, on a confirmé l'hypothèse de 2 gènes dominants complémentaires pour la restauration fertilité. Les variations climatiques d'année en année semblent ne pas avoir d'influence sur les proportions de mâle-stériles.

Certaines descendances de recroisement donnent à penser que l'hybridation *H. petiolaris* × *H. annuus* a donné naissance à 3 types de cytoplasmes différents. Cependant, l'hypothèse d'un seul type (S) dans *H. petiolaris* suffit à expliquer toute la production commerciale.

Le croisement interspécifique de *Helianthus petiolaris* par *H. annuus* nous a donné un type de stérilité mâle cytoplasmique remarquablement stable, puisqu'il est utilisé aujourd'hui pour la production d'hybrides de Tournesol sur des milliers d'hectares dans différents pays (France, Yougoslavie, Roumanie, États-Unis, etc.) (LECLERCQ, 1969). Cependant, dans certaines descendances observées à la Station de Clermont-Ferrand, nous notons un excès de mâle-stériles qui nous a amené à la présente étude.

A. — Détermination du nombre de gènes de restauration

Dans les descendances en disjonction pour la stérilité mâle, il importe de distinguer la part de la variation non génétique (due au milieu), de la variation chromosomique et d'une éventuelle variation cytoplasmique. C'est pourquoi

nous avons voulu élucider le mécanisme mendélien de la restauration dans notre matériel, en partant de l'hypothèse de la restauration par un gène dominant (LECLERCQ, 1971) ou par deux gènes dominants complémentaires (FICK et ZIMMER, 1974).

1. — Examen de F_2 d'hybrides cytoplasmiques

a) *Hybrides commerciaux ou en voie de commercialisation* (voir tabl. 1).

Si l'on additionne les F_2 des 2 hybrides « Fransol » et « Relax » on trouve 40 ms + 67 mf, ce qui diffère statistiquement de 1 : 3 ($\chi^2 = 8,10$ $P < 0,05$), mais non de 7 : 9 ($\chi^2 = 1,51$ $0,25 > P > 0,10$).

TABLEAU I

Observation de F_2 d'hybrides inscrits ou en voie d'inscription

Nom de l'hybride	F_2		Distribution théorique proposée	χ^2	Prob.
	ms	mf			
« Flambeau »	21	48	1 : 3 7 : 9	0,82 4,44	0,50 > P > 0,25 0,05 > P > 0,025
« Fransol »	19	36	1 : 3 7 : 9	2,19 1,54	0,10 > P > 0,05 0,25 > P > 0,10
H4 C3	24	43	1 : 3 7 : 9	3,63 1,40	0,10 > P > 0,05 0,25 > P > 0,10
« Relax »	21	31	1 : 3 7 : 9	5,77 0,12	0,025 > P > 0,010 0,75 > P > 0,50

Ces 2 hybrides ont le même parent mâle : Bza 1. Un troisième hybride H4 C3 ayant le même parent mâle ne diffère pas en F_2 de la somme des deux premiers ($\chi^2 = 0,002$ $P > 0,90$).

La somme de ces trois hybrides en F_2 donne 64 ms + 110 mf, ce qui diffère statistiquement de 1 : 3 ($\chi^2 = 12,26$ $P < 0,05$), mais non de 7 : 9 ($\chi^2 = 3,16$ $0,10 > P > 0,05$).

Si on considère un 4^e hybride « Flambeau », ayant le même parent mâle, on note qu'en F_2 , il ne diffère pas de la somme des trois premiers ($\chi^2 = 0,62$ $0,50 > P > 0,25$).

Cependant, si on additionne les quatre F_2 , on trouve 85 ms + 158 mf ce qui diffère à la fois de 1 : 3 ($\chi^2 = 12,38$ $P < 0,005$) et de 7 : 9 ($\chi^2 = 7,24$ $0,010 > P > 0,005$).

Aucune de ces 2 répartitions théoriques ne pouvant expliquer l'ensemble des quatre F_2 , nous sommes amenés à penser que la F_2 de « Flambeau » correspond à l'hypothèse 1 : 3, que celle de « Relax » correspond à 7 : 9 et que les deux autres F_2 ne permettent pas de choisir entre les deux hypothèses.

Si l'on reprend l'hypothèse des 2 gènes complémentaires de restauration Rf1 et Rf2 (FICK et ZIMMER), la présence d'un seul gène dominant chez Bza 1 (Rf1 par exemple) ne peut pas expliquer la F_2 de « Flambeau », car alors aucune formule ne convient pour le parent femelle de cet hybride : Rf1, Rf1, rf2, rf2 et rf1 rf1

rf2 rf2 ne donneraient pas de restauration en F₁, rf1 rf1 Rf2 Rf2 donneraient 7 : 9 en F₂. On est amené à penser que Bza 1 porte les 2 gènes dominants complémentaires, que le parent femelle de « Flambeau » en porte un seul et que le parent femelle de « Relax » (= CA4) n'en porte aucun.

b) *Hybrides F₁ obtenus en cours de sélection*

Dans nos descendance en sélection, nous désignons :

- une plante autofécondée et la descendance qui en résulte immédiatement par un nombre,
- une plante mâle-stérile fécondée par un mainteneur et la descendance qui en résulte immédiatement par une lettre prise au début de l'alphabet (*a, b, c, ...*)
- une plante mâle-stérile fécondée par un restaurateur et la descendance qui en résulte immédiatement, par une lettre prise dans la fin de l'alphabet (*z, y, x, etc.*)
- pour chacune des générations s'ajoute un nombre ou une lettre (tabl. 2).

TABLEAU 2

Observation de F₂ obtenus en cours de sélection après croisement de mâle-stériles par Bza 1, puis autofécondation

Nom des F ₂	ms	mf	Distribution théorique	χ^2	Prob
bb 1-2 z 1 y 1	19	35	1 : 3	2,47	0,25 > P > 0,10
bb 1-2-3-5 y 1	17	43	1 : 3	0,20	0,75 > P > 0,50
bb 1-2-3-5 x 1	22	29	1 : 3	8,01	P < 0,005
			7 : 9	0,003	P > 0,90
bb 2-3-2-7 z 1	11	47	1 : 3	0,83	0,50 > P > 0,25

Les plantes bb 1-2 z 1 y, bb 1-2-3-5y, bbl-2-3-5x, bb 2-3-2-7z ayant été fécondées par Bza 1, on peut en déduire que 3 de ces quatre plantes 1, 2 et 4 portaient un seul gène dominant de restauration de fertilité, et que la 3^e n'en portait aucun.

2. — *Examen de F₁ et R₁ de Tournesol mâle-stérile croisés par Helianthus petiolaris*

Les F₁ (35 plantes au total) étaient toutes fertiles, ce qui implique que *H. petiolaris* possède un ou plusieurs gènes de restauration. Pour compter ces gènes, nous avons fécondé 9 mâle-stériles par une des F₁ mâle-fertiles ci-dessus. Sur ces 9 descendance R₁, une seule, avec 15 ms et 5 mf, s'écartait de la distribution théorique 1 : 1 ($\chi^2 = 4,05$ 0,05 > P > 0,025). En additionnant les effectifs des 9 descendance, on obtient 67 ms et 85 mf, ce qui ne s'écarte pas significativement de 1 : 1 ($\chi^2 = 1,90$ 0,25 > P > 0,10).

On peut conclure que *H. petiolaris* est restauteur de fertilité, et ne diffère que par un gène dominant des parents mâle-stériles utilisés.

3. — *Examen des descendance en autofécondation prolongée* (tabl. 3)

On est amené à penser que toute la généalogie ci-dessus est hétérozygote pour les deux gènes dominants complémentaires. On devrait trouver, dans ce cas, à chaque génération, des frères mâle-fertiles homozygotes pour un dominant,

TABLEAU 3

Observation de 4 autofécondations successives donnant constamment 2 dominants complémentaires en disjonction

Nom des plantes autofécondées	ms	mf	Distribution théorique	χ^2	Prob
bb 1-2-3-5	100	142	1 : 3 7 : 9	33,52 0,49	P < 0,005 0,50 > P > 0,25
bb 1-2-3	71	116	1 : 3 7 : 9	16,09 2,31	P < 0,005 0,25 > P > 0,10
bb 1-2	63	88	1 : 3 7 : 9	21,64 0,18	P < 0,005 0,75 > P > 0,50
bb 1	72	67	1 : 3 7 : 9	51,82 3,34	P < 0,005 0,10 > P > 0,05

hétérozygotes pour l'autre (disjonction 1 : 3 dans la descendance d'autofécondation) et des frères mâle-fertiles homozygotes pour les 2 gènes dominants (100 p. 100 de fertiles dans la descendance d'autofécondation). Voyons ce qu'il en est (tabl. 4) :

TABLEAU 4

Examen des descendance de 36 plantes sœurs des plantes du tableau 3 (ayant les 2 dominants en disjonction)

Valeur limite du χ^2 à 1 ddl à 95 p. 100 = 3,84

Nom de la plante mâle-fertile autofécondée	Dans la descendance		Distribution théorique	χ^2	P	Nombre de gènes restaureurs dominant hétérozygotes
	ms	mf				
bb 1-2-3-1	24	19	1 : 3 7 : 9	20,16 2,08	P < 0,005 0,25 > P > 0,10	2
bb 1-2-3-2	9	42	1 : 3 7 : 9	1,10 13,08	0,50 > P > 0,25 P < 0,005	1
bb 1-2-3-3	16	48	1 : 3 7 : 9	0 8,40	P > 0,90 P < 0,005	1
bb 1-2-3-4	3	60	1 : 3	12,70	P < 0,005	0?
bb 1-2-3-5	100	142	voir tableau 3			2
bb 1-2-3-6	1	60	1 : 3	16,53	P < 0,005	0?
bb 1-2-3-7	14	31	1 : 3 7 : 9	0,60 2,43	0,50 > P > 0,25 0,25 > P > 0,10	1 ou 2
bb 1-2-3-8	13	48	1 : 3 7 : 9	0,27 11,59	0,75 > P > 0,50 P < 0,005	1

TABLEAU 4 (Suite)

Nom de la plante mâle-fertile autofécondée	Dans la descendance		Distribution théorique	χ^2	P	Nombre de gènes restaureurs dominant hétéro- zygotes
	ms	mf				
bb 1-2-1	27	53	1 : 3 7 : 9	2,82 2,86	0,10 > P > 0,05 0,10 > P > 0,05	1 ou 2
bb 1-2-2	30	93	1 : 3 7 : 9	0,003 17,95	P > 0,90 P < 0,005	1 2
bb 1-2-3	71	116	voir tableau 3			
bb 1-2-4	22	69	1 : 3 7 : 9	0,004 13,38	P > 0,90 P < 0,005	1
bb 1-2-5	35	62	1 : 3 7 : 9	5,78 2,02	0,025 > P > 0,01 0,25 > P > 0,10	2
bb 1-2-6	5	6	1 : 3 7 : 9	1,48 0,04	0,50 > P > 0,25 0,90 > P > 0,75	1 ou 2
bb 1-2-7	8	1	1 : 3 7 : 9	16,33 5,73	P < 0,005 0,025 > P > 0,01	2?
bb 1-2-9	10	3	1 : 3 7 : 9	16,03 4,54	P < 0,005 0,05 > P > 0,025	2?
bb 1-2-10	23	33	1 : 3 7 : 9	6,88 0,07	0,01 > P > 0,005 P > 0,90	2
bb 1-2-11	25	33	1 : 3 7 : 9	9,20 0,001	P < 0,005 P > 0,90	2
bb 1-2-12	27	31	1 : 3 7 : 9	13,24 0,09	P < 0,005 P > 0,90	2
bb 1-2-13	47	62	1 : 3 7 : 9	18,13 0,001	P < 0,005 P > 0,90	2
bb 1-2-14	45	83	1 : 3 7 : 9	6,51 3,50	0,025 > P > 0,010 0,10 > P > 0,05	2
bb 1-2-15	11	25	1 : 3 7 : 9	0,33 2,04	0,75 > P > 0,50 0,25 > P > 0,10	1 ou 2
bb 1-2-16	7	6	1 : 3 7 : 9	4,33 0,21	0,05 > P > 0,025 0,75 > P > 0,50	2
bb 1-2-17	0	37	1 : 3	11,04	P < 0,005	0
bb 1-2-18	5	25	1 : 3 7 : 9	0,71 7,88	0,50 > P > 0,25 P = 0,005	1
bb 1-1	28	51	1 : 3 7 : 9	4,05 1,89	0,05 > P > 0,025 0,25 > P > 0,10	2 2
bb 1-2	63	88	voir tableau 3			
bb 1-3	1	8	1 : 3 7 : 9	0,34 2,68	0,75 > P > 0,50 0,25 > P > 0,10	1 ou 2
bb 1-4	15	28	1 : 3 7 : 9	1,74 1,04	0,25 > P > 0,10 0,50 > P > 0,25	1 ou 2
bb 1-5	23	77	1 : 3 7 : 9	0,12 16,66	0,75 > P > 0,50 P < 0,005	1 ?
bb 1-6	3	1				
bb 1-7	14	11	1 : 3 7 : 9	11,21 1,07	P < 0,005 0,50 > P > 0,25	2
bb 1-8	5	6	1 : 3 7 : 9	1,48 0,04	0,25 > P > 0,10 0,90 > P > 0,75	1 ou 2
bb 1-9	5	8	1 : 3 7 : 9	0,64 0,01	0,50 > P > 0,25 P > 0,90	1 ou 2
bb 1	72	67	voir tableau 3			
bb 2	56	64	1 : 3 7 : 9	28,90 0,30	P < 0,005 0,75 > P > 0,50	2 2

Les 36 plantes mâle-fertiles ci-dessus devraient se répartir en :

- $\frac{4}{9}$ de plantes à 2 dominants hétérozygotes, soit 16 plantes, alors qu'on peut en compter entre 15 et 26;
- $\frac{4}{9}$ de plantes à un seul dominant hétérozygote, soit 16 plantes alors qu'on en compte de 7 à 16;
- $\frac{1}{9}$ de plantes à 0 dominant hétérozygote, soit 4 plantes alors qu'on en compte 1 à 3.

L'ensemble de la généalogie ne contredit pas l'hypothèse de 2 gènes dominants complémentaires. Le cas des 2 descendance bb 1-2-3-4 et bb 1-2-3-6, qui ont trop peu de ms pour l'hypothèse 1 : 3 (et à plus forte raison pour l'hypothèse 7 : 9) demande explication.

On peut envisager diverses hypothèses :

1. erreurs techniques de manipulation,
2. ces 2 descendance seraient homogènes pour les 2 dominants homozygotes mais :
 - a) une deuxième hypothèse chromosomique qui resterait à élaborer expliquerait l'événement.
 - b) 4 plantes contiendraient un nouveau type de cytoplasme : Sc, induisant une stérilité mâle non restaurable par les 2 gènes Rfr et Rf2.

Si l'on considère la somme des 36 descendance ci-dessus, la proportion de ms doit y être en théorie de :

$$\left(\frac{4}{9} \times \frac{7}{16}\right) + \left(\frac{4}{9} \times \frac{1}{4}\right) + \left(\frac{1}{9} \times 0\right) = \frac{7}{36} + \frac{1}{9} = \frac{11}{36}$$

Or on trouve 863 ms et 1 597 mf, avec un χ^2 de 23,53 ($P < 0,005$) pour l'hypothèse $\frac{11}{36} : \frac{25}{36}$. Il y a donc un excès significatif de ms par rapport à la théorie des

2 dominants complémentaires, excès qui n'est généralement pas significatif dans une descendance particulière, sauf dans :

bb 1-2-3-4
bb 1-2-3-6
et peut-être dans : bb 1-2-7
bb 1-2-9

mais qui devient significatif après regroupement des descendance.

L'hypothèse « erreurs techniques de manipulation » ne peut expliquer un excès global de mâle-stériles sur l'ensemble des 36 descendance. Restent les 2 hypothèses envisagées ci-dessus :

1. 2^e hypothèse chromosomique. Laquelle?
2. présence, dans une certaine proportion (qu'on peut estimer à $\left(\frac{863}{863 + 1597} - \frac{11}{36}\right) : \frac{25}{36} = 0,1533$) d'un cytoplasme Sc non restaurable par les 2 dominants Rfr et Rf2.

B. — Influence de l'année sur la proportion de Ms dans les descendance en disjonction (tabl. I)

Pour une même descendance, observée dans des années différentes, il n'apparaît pas de différences significatives entre années. On peut penser que les effectifs observés étaient trop faibles pour mettre en évidence de telles différences : c'est la raison pour laquelle nous avons regroupé plusieurs descendance, communes à 2 années d'observation, pour comparer ces 2 années.

Années comparées	Nombre de descendance communes regroupées	1 ^{re} année		2 ^e année		χ^2	P
		ms	mf	ms	mf		
1971 à 1973	5	50	79	65	122	0,37	0,75 > P > 0,50
1974 à 1975	5	42	116	98	203	1,47	0,25 > P > 0,10
1975 à 1976	7	157	205	175	299	3,30	0,10 > P > 0,05
Total	17	249	400	338	624	1,61	0,25 > P > 0,10

Ainsi, il n'apparaît pas de différences statistiques entre années pour le taux de mâle-stériles.

On peut s'interroger sur l'influence du vieillissement des semences. Mais le total des 2^{es} années ne diffère pas du total des 1^{res} années pour le taux de ms.

Conclusion

A ce stade de nos connaissances, il apparaît que la stérilité mâle cytoplasmique du Tournesol est restaurable par 2 gènes dominants complémentaires, et que les proportions de ms dans une même descendance ne dépendent pas d'une façon statistiquement décelable des variations climatiques d'une année à l'autre, ou de l'âge des semences. Cependant, il apparaît un excès significatif de mâle-stériles après regroupement de 36 descendance, par rapport à l'hypothèse de 2 gènes dominants complémentaires. Au vu des premiers résultats, on peut estimer que parmi les plantes possédant les 2 dominants, 15 p. 100 sont mâle-stériles dans la généalogie observée.

c) Recroisement de mâle-stériles par des restaurateurs

En règle générale (et c'est une des conditions nécessaires à l'utilisation commerciale de la stérilité mâle cytoplasmique), la restauration se fait à 100 p. 100. Cependant, on observe dans quelques descendance des restaurations incomplètes, même si l'on utilise des restaurateurs à 2 dominants. En effet, un restaurateur à un seul dominant (soit Rf1) pourrait être restaurateur sur un mâle-stérile cytoplasmique ayant le dominant complémentaire : rf1 rf1 Rf2 Rf2 mais non sur un mâle-stérile

TABLEAU 5

Influence de l'année sur les pourcentages de stériles dans une même descendance

Nom de la descendance en disjonction	1968		1970		1971		1973		1974		1975		1976		1977		χ^2 maximum observé pour la comparaison d'une année avec une autre	P
	ms	mf	ms	mf	ms	mf	ms	mf	ms	mf	ms	mf	ms	mf	ms	mf		
bb 1	7	7	65	60													0,02	P = 0,90
bb 1-1					13	25	15	26									0,0002	P > 0,90
bb 1-2					12	20	18	29	28	34			5	5			0,27	0,75 > P > 0,50
bb 1-2-1									6	16	21	37					0,24	0,75 > P > 0,50
bb 1-2-2									15	45	15	48					0,003	P > 0,90
bb 1-2-3									12	16	21	39	38	61			0,22	0,75 > P > 0,50
bb 1-2-3-5											30	31	48	62	22	49	3,82	0,10 > P > 0,05
bb 1-2-4									3	21	19	48					1,64	0,25 > P > 0,10
bb 1-2-4-4											19	26	16	44			2,14	0,25 > P > 0,10
bb 1-2-5									6	18	22	31	7	13			1,30	0,50 > P > 0,25
bb 1-2-10											16	19	23	33			0,05	0,90 > P > 0,75
bb 1-2-13											24	25	23	37			0,85	0,50 > P > 0,25
bb 1-2-14											25	34	20	49			1,95	0,25 > P > 0,10
bb 1-4					6	12	9	16									0,02	P > 0,90
bb 1-5					4	33			19	44							3,90	0,05 > P > 0,025
bb 2-1					11	15	10	29									1,29	0,50 > P > 0,25
bb 2-3					8	7	13	22	29	42							0,56	0,50 > P > 0,25

sans dominant. Pour exclure cette éventualité, nous avons utilisé uniquement des restaureurs à 2 dominants, comme Bza 1 (voir ci-dessus) ou Bc 42 qui, en 1974, nous a donné, sur 40 plantes observées, 100 p. 100 de mâle-fertiles après fécondation de la lignée ms CA 4. Comme on sait (voir ci-dessus) que CA 4 à 0 dominant, on doit conclure que Bc 42 possède les 2 dominants à l'état homozygote (tabl. 6).

TABLEAU 6

Recroisements à partir de bb 1-2 a

Nom de la plante	Source de pollen	Effectifs dans la descendance	
		ms	mf
bb 1-2 a y z y	Bc 42	38	9
bb 1-2 a y z z	Bza 1	0	27
bb 1-2 a y z	Bc 42	2	89
bb 1-2 a y y	Bc 42	2	132
bb 1-2 a y	Bc 42	3	51

La fécondation par Bc 42 fait apparaître dans cette généalogie des proportions de ms non explicables par l'hypothèse des 2 dominants (jusqu'à 81 p. 100).

Dans la famille bb 1-2 a y z y, après 3 recroisements par le restaurateur BC 42, les 9 plantes mf ne produisent du pollen en faible quantité qu'au centre du capitule alors que Bc 42 en produit abondamment sur toute la surface du capitule : autrement dit, sur 47 plantes, on n'en trouve aucune qui soit au niveau de fertilité du parent mâle. On doit donc exclure l'hypothèse mendélienne d'une identification progressive du produit de recroisement avec le parent mâle constant. Nous sommes tentés plutôt par l'hypothèse d'une sélection progressive de facteurs cytoplasmiques

TABLEAU 7

Recroisements à partir de bb 1-2-14

Nom de la plante ms	Source de pollen	Effectifs dans la descendance		p. 100 de ms
		ms	mf	
bb 1-2-14-2 zz	Bc 42	17	12	59
bb 1-2-14-2 zy	Bc 42	12	26	32
bb 1-2-14-2 zx	Bc 42	0	14	0
bb 1-2-14-2 zw	Bc 42	5	2	71
bb 1-2-14-2 zu	Bc 42	2	47	4
bb 1-2-14-2 z	Bc 42	12	79	15

qui induiraient un nouveau type de stérilité mâle non reproductible par Bc 42, mais restaurable par Bza 1.

En effet, si l'on considère certaines descendance regroupables, c'est-à-dire non statistiquement différentes pour la proportion de ms, comme bb 1-2 a y z, bb 1-2 a y y, bb 1-2 a y, on trouve 7 ms + 272 mf, ce qui diffère statistiquement de 38 ms + 9 mf (descendance bb 1-2 a y z y) ($\chi^2 = 559,15$ $P < 0,005$). Ainsi, la même théorie mendélienne ne peut pas expliquer à la fois 7 ms + 272 mf et 38 ms + 9 mf, qui sont issus du même type de croisement. Par contre, la sélection progressive, effectuée en choisissant des plantes ms à chaque génération, d'éléments cytoplasmiques Sc de plus en plus nombreux, ou de plus en plus efficaces dans la stérilisation, rend compte d'un pourcentage croissant de ms (tabl. 7).

Dans une même famille bb 1-2-14-2 z, qui possède les 2 dominants (puisque son père les avait à l'état homozygote), on obtient 15 p. 100 de ms, et ces ms, recroisés de nouveau par le restaurateur Bc 42, donnent de 59 p. 100 à 0 p. 100 de ms suivant la plante.

TABLEAU 8

Recroisements à partir de bb 1-2 z

Nom de la plante femelle	Source de pollen	Effectifs dans la descendance		p. 100 ms
		ms	mf	
bb 1-2 z 1 z z	Bza 1	0	114	0
bb 1-2 z 1 z	Bc 42	1	88	1
bb 1-2 z z z z	Bc 42	7	15	32
bb 1-2 z z z z y	Bc 42	0	41	0
bb 1-2 z z z z x	Bza 1	0	15	0
bb 1-2 z z z z w	Bc 42	1	17	6
bb 1-2 z z z	Bc 42	13	68	16
bb 1-2 z z	bb 1-2 z 1	21	69	23
bb 1-2 z 1	autof.	14	26	35
bb 1-2 z	Bc 42	1	28	3

La plante bb 1-2 z 1 possède les 2 gènes dominants car elle est mf et elle est hétérozygote pour 1 ou 2 de ces gènes, car la distribution 14 ms + 26 mf correspond aussi bien à l'hypothèse 1 : 3 ($0,50 > P > 0,25$) qu'à l'hypothèse 7 : 9 ($0,50 > P > 0,25$).

La famille bb 1-2 z z peut relever également de l'hypothèse mendélienne. Elle proviendrait du croisement d'une plante homozygote pour un dominant, hétérozygote pour l'autre, par une plante de même génotype, ou hétérozygote pour les 2 dominants. En effet, la distribution 21 ms + 69 mf correspond à la disjonction 1 : 3 ($0,90 > P > 0,75$) mais non à 7 : 9 ($P < 0,005$).

Mais l'hypothèse mendélienne n'explique pas la présence d'un mâle-stérile dans la famille bb 1-2 z, ni dans les autres familles du tableau 8, ayant pour père Bc 42. On constate, comme dans le tableau 6, que Bza 1 restaure à 100 p. 100, alors que la fécondation par Bc 42 laisse apparaître un taux variable de ms (de 0 à 32 p. 100).

Discussion

Le contexte génétique d'une stérilité mâle cytoplasmique restaurable par 2 gènes dominants complémentaires ne paraît pas contestable. Mais la situation se complique avec :

1. L'excès significatif de ms par rapport à la théorie sur un ensemble de 36 familles (tabl. 4).

2. L'apparition de ms en proportions variables (jusqu'à 100 p. 100 de ms partiels, 81 p. 100 de ms complets) après croisements répétés par des restaurateurs identifiés comme tels, et pleinement mâle-fertiles.

Deux hypothèses sont en présence :

— celle de l'apparition progressive par voie de sélection d'un nouveau cytoplasme qu'on pourrait appeler Sc (stérilité coriace) car induisant une stérilité mâle non entièrement restaurable par Bc 42;

— l'hypothèse d'un ensemble dominant (groupe de gènes complémentaires) ayant pour effet global d'induire la stérilité mâle en présence des gènes de Bc 42 (mais non en présence des gènes de Bza 1). Cet ensemble à effet global dominant serait absent de Bc 42 (puisque Bc 42 restaure le parent femelle de « Relax » CA 4 à 100 p. 100) mais présent chez certains parents femelles. Mais dans cette hypothèse, comment expliquer qu'après 3 croisements par Bc 42, on ne trouve dans la famille bb 1-2 a y z y aucun individu (sur 47) aussi pleinement mâle-fertile que Bc 42? (tabl. 6).

Comment le même croisement *H. petiolaris* × *H. annuus* a-t-il pu donner naissance à 3 types de cytoplasme différents : Sc, S (LECLERCQ, 1969) et F (LECLERCQ, 1971)? En tout cas, la théorie que nous avons énoncée précédemment (LECLERCQ, 1969), selon laquelle *H. petiolaris* possède, avant toute hybridation interspécifique, le cytoplasme S, qui est simplement dévoilé par le remplacement des gènes restaurateurs dominants de *H. petiolaris* par leurs allèles mainteneurs récessifs issus d'*H. annuus*, cette théorie est trop simple pour expliquer l'ensemble des faits observés depuis 1969 bien qu'elle explique d'une façon satisfaisante toute la production commerciale.

Il faut imaginer plutôt que l'hybridation interspécifique constitue un choc génétique, donnant naissance, à partir d'une même plante F₁, à plusieurs types de cytoplasmes. On peut même douter que le cytoplasme S préexistait dans *H. petiolaris* à l'hybridation interspécifique. Quels sont les supports matériels de ces différents types? Ont-ils été révélés ou créés par l'hybridation interspécifique?

Reçu pour publication en janvier 1979.

Summary

Cytoplasmic male sterility in Sunflower

II. *Genetical and environmental effects on fertility restoration*

Studies of a number of progenies of Sunflower segregating for cytoplasmic male sterility confirmed the hypothesis of 2 complementary dominant genes controlling fertility restoration.

Climatic variations from year to year and seed age do not have any statistically determinable influence on the proportions of male sterile plants.

The observation of an excess of male sterile plants in some progenies produced by selfing and more especially of an increase in the proportion of male steriles after several generations of back crossing with a known restorer have led to the hypothesis of a third type of cytoplasm, Sc (coriace — that is difficult to restore) from the one original cross which gave the S and F cytoplasm. Interspecific hybridization thus appears to be a source of cytoplasmic diversification.

Références bibliographiques

- FICK G. N., ZIMMER D. E., 1974. Fertility restoration in confectionery sunflowers. *Crop Sci.*, **14**, 603-604.
- LECLERCQ P., 1971. La stérilité mâle cytoplasmique du Tournesol. I. Premières études sur la restauration de fertilité. *Ann. Amélior. Plantes*, **21** (1), 45-54.
- LECLERCQ P., 1969. Une stérilité mâle cytoplasmique chez le Tournesol. *Ann. Amélior. Plantes*, **19** (2), 99-106.
-

Importance adaptative du polymorphisme enzymatique chez le Figuier (*Ficus carica* L.) (*)

M. VALIZADEH et G. VALDEYRON*

Assistant à la Faculté d'Agronomie
de l'Université d'Azarabadegan (Tabriz, Iran)

* Professeur à l'Institut National Agronomique Paris-Grignon (France)

Résumé

Cinq loci polymorphes ont été identifiés chez le Figuier par l'analyse électrophorétique en milieu solide des extraits protéiques d'environ 400 arbres issus de croisements contrôlés, 1 500 arbres répartis en 17 populations spontanées et 100 variétés cultivées. Aucun des allèles mis en évidence ne se répartit de façon vraiment aléatoire. En deux loci, codant l'un pour une phosphatase acide, l'autre pour une glutamate oxaloacetate transaminase, la répartition des allèles obéit manifestement à un déterminisme écologique relié à la température.

Introduction

Les premières études sur le polymorphisme enzymatique chez les végétaux en état de croissance active ne remontent guère qu'à une dizaine d'années (SCANDALIOS, 1969; MARSHALL and ALLARD, 1970). Rappelons que si l'on soumet un extrait protéique à l'électrophorèse en milieu solide, gel d'amidon, par exemple, les différentes molécules contenues dans cet extrait migrent, avec des vitesses variables. Si le gel est, ensuite, incubé avec le substrat d'une réaction enzymatique, les espèces moléculaires de protéines susceptibles de catalyser cette réaction en libèrent le produit et, si ce produit est coloré ou si on le colore avec un réactif approprié, l'emplacement où se situent les molécules d'une espèce responsable est révélé par une bande ou par une tache. Il y a une bande pour chacune des espèces moléculaires actives, capables de transformer le substrat, ayant la même vitesse de migration. L'ensemble des bandes obtenues constitue le *zymogramme* et les espèces moléculaires que ces bandes révèlent sont dites *isozymes*. Chaque isozyme est

(*) Recherches effectuées au Laboratoire de Génétique écologique du Centre d'Études phytosociologiques et écologiques Louis Emberger, C.N.R.S., B.P. 5051, 34033 Montpellier Cedex.

spécifiée par au moins un gène. Lorsque deux isozymes sont spécifiées par des gènes allèles, elles sont *allozymes*. Pour pouvoir affirmer que deux bandes d'un zymogramme sont des allozymes, il faut disposer de références génétiques, c'est-à-dire, le plus souvent, des résultats de fécondations contrôlées. Le manque de coordination entre les recherches des biochimistes et des généticiens a certainement retardé l'application de l'électrophorèse à l'étude de la variabilité intraspécifique, particulièrement chez les végétaux, dont le cycle de reproduction est lent et chez lesquels l'extraction des protéines est souvent compliquée.

L'étude des allozymes du Figuier a été commencée, dans notre laboratoire, au cours de l'année 1973, grâce à l'existence de descendance d'hybridations réalisées de 1965 à 1967 (VALDEYRON, non publié). Le Figuier a été choisi uniquement parce que, parmi les plantes pour lesquelles de telles descendance étaient disponibles, il paraissait être celle pour laquelle l'extraction des protéines était la plus facile.

L'objectif était de mettre en évidence des marqueurs génétiquement simples chez une espèce pour laquelle on n'en connaissait pas, si l'on excepte la forme sexuelle. Or, l'intérêt le plus évident, *a priori*, de l'existence de « phases » phénotypiques alternatives chez les plantes à reproduction végétative réside dans la possibilité de les utiliser comme marqueurs pour la construction de clés de détermination variétale destinées aux pomologistes et aux agronomes, pour lesquels une seule des deux formes sexuelles est, le plus souvent, prise en considération. Rappelons que le Caprifiguiier (*Ficus carica caprificus* de Linné) et le Figuier domestique (*Ficus carica domestica*) ne sont pas deux sous-espèces, l'une sauvage, l'autre cultivées, comme cela continue à être affirmé dans certains traités modernes, mais les deux formes sexuelles d'une espèce organiquement gynodioïque mais, en fait, dioïque : le Caprifiguiier est hermaphrodite mais ses fleurs, ayant des styles courts, sont presque toujours parasitées par le *Blastophaga psenes* L., hyménoptère spécifique qui assure le transport du pollen. Le Figuier domestique, mâle-stérile, a des styles longs, où le blastophage ne peut pas pondre. Il est donc seul, dans les régions où le blastophage existe, à produire les figues comestibles et, par conséquent, presque toutes les graines qui sont à l'origine des populations spontanées. Le déterminisme de la forme sexuelle est simple, le Caprifiguiier étant hétérogamétique.

Neuf systèmes enzymatiques ont été étudiés sur gels d'amidon ou d'acrylamide. Le nombre de loci révélés est évalué à 17; ce chiffre ne peut être qu'approximatif car identifier un locus suppose qu'il est polymorphe et que les zymogrammes sont suffisamment nets pour permettre l'analyse. Ces conditions ont été réunies pour 5 loci. Trois ou quatre autres loci sont polymorphes dans le matériel étudié, ce qui aboutit à un taux de polymorphisme de l'ordre de 50 p. 100 (VALIZADEH, 1975, 1976, 1978).

En tant que marqueurs, les allozymes spécifiées par les gènes occupant ces 5 loci se comportent de façon satisfaisante : il a été possible de construire une clé de détermination variétale dont on a pu vérifier l'efficacité (VALDEYRON et VALIZADEH, 1976; VALIZADEH *et al.*, 1977). L'étude de la structure des populations spontanées est rendue praticable; elle révèle des anomalies de répartition qui méritent une étude approfondie.

Parmi les loci polymorphes mis en évidence, en est-il qui interviennent pour déterminer l'adaptation écologique du végétal? On pouvait penser que la probabilité de trouver de tels loci était très faible. Si l'échantillonnage fourni par les allozymes que nous avons étudiées est représentatif du polymorphisme de l'espèce, celle-ci doit comporter des milliers de loci polymorphes; il était difficile d'espérer que, sur cinq de ces loci, supposés pris au hasard, il en soit qui influent sur la

réaction du végétal aux facteurs, en très petit nombre, qu'on peut faire intervenir dans les recherches. On ne peut d'ailleurs exclure l'attitude des « neutralistes » selon lesquels les allozymes représentent, sauf exception, une sorte de bégaiement de la nature, donnant lieu à des situations toujours possibles à expliquer par la dérive génétique et la migration, voire par des liaisons chromosomiques fortuites, sans qu'il y ait lieu d'y rechercher une intervention notable de la sélection et, *a fortiori*, la source de l'évolution.

A la suite des premières observations effectuées sur les populations spontanées, il nous a semblé, toutefois, qu'un locus codant pour une phosphatase acide, dit AcP-A pouvait jouer un rôle pour déterminer la précocité et influencer ainsi sur la résistance au froid (VALIZADEH et VALDEYRON, 1978). Par la suite, il est apparu qu'un deuxième locus polymorphe, dont les allèles spécifient une glutamate oxaloacétate transaminase (GOT), désigné par Got-B, pouvait également jouer un rôle dans l'adaptation au milieu thermique.

Dans le présent article, nous exposons les données techniques concernant ce nouveau locus et nous faisons le point des arguments permettant de penser que le polymorphisme enzymatique mis en évidence, jusqu'ici, chez le Figuiers, intervient dans l'adaptation écologique de l'espèce.

Techniques expérimentales et matériel utilisés

Nos recherches ont porté :

- sur 400 arbres, environ, provenant de croisements pratiqués entre 8 arbres ayant poussé spontanément dans un terrain vague voisin du laboratoire;
- sur 17 populations naturelles réparties autour du Golfe du Lion, de la région de Barcelone à celle de Nice et à la Corse et représentées, chacune, par une centaine d'arbres (1 500 arbres, environ, ont été examinés, au total);
- sur une centaine de variétés cultivées.

Dans le cas du système GOT, l'extraction se fait par simple écrasement d'un fragment de jeune réceptacle; un petit morceau de papier filtre, imbibé d'extrait, est inséré dans le gel.

L'électrophorèse se fait en gel d'amidon à 12 p. 100, fabriqué avec un tampon tris-citrate dont le pH est, suivant les cas, de 8,7 (POULIK, 1957) ou 7,8 (KRISTJANSON, 1963) additionné de 5 mM de EDTA. La mise en évidence des GOT se fait suivant la technique de coloration décrite par SELANDER *et al.* (1971).

On obtient des zymogrammes portant, suivant les individus, 2, 4 ou 6 bandes, réparties en deux zones, dites AB et B.

Les distances de migration observées pour les 6 bandes possibles sont, par rapport à une référence standard, en général le front de migration (Rf) :

- pour la zone AB : 0,20, 0,25 et 0,30,
- pour la zone B : 0,40, 0,45 et 0,50.

On utilise, pour l'étude de la zone AB, un gel fabriqué selon la formule de POULIK; les bandes B ne sont pas très bien séparées. La formule de KRISTJANSON est utilisée pour ces dernières mais ce sont alors les bandes AB qui ne sont pas colorées.

Dans chacune des deux zones, on observe ou bien une bande, occupant l'une

des positions extrêmes, ou bien les trois bandes. Ceci amène, évidemment, à l'hypothèse suivant laquelle chacune des zones correspond à un locus spécifiant une molécule oligomère : les bandes extrêmes correspondent chacune à l'oligomère spécifié par l'un des allèles, la bande intermédiaire à l'oligomère hybride. Les homozygotes présentent l'une des bandes hybrides, les hétérozygotes les trois bandes.

En ce qui concerne la zone B, les parents des croisements pour lesquels des résultats sont disponibles présentent les phénotypes B_1 (figuiers domestiques 1, 4 et 7 et caprifiguiers 2 et 9) ou B_1B_2 (caprifiguiers 3, 6 et 8). Comme on pouvait s'y attendre, les croisements 1×2 et 4×2 n'ont donné que des descendants B_1 (35 et 44, respectivement). Les croisements 9×3 et 7×3 ont donné, le premier, 25 B_1 pour 21 B_1B_2 , le second 60 B_1 pour 66 B_1B_2 . Enfin, les croisements 6×8 et 3×6 ont donné les trois phénotypes B_1 , B_1B_2 et B_2 avec les chiffres 16:29:13 et 6:15:9, respectivement. Ces différents résultats sont entièrement cohérents avec l'hypothèse. (Les caprifiguiers, fonctionnellement femelle-stériles du fait de la symbiose avec le blastophage, peuvent être pollinisés artificiellement et servir ainsi de femelles dans les hybridations).

La même vérification n'a pu être faite pour la zone AB, pour laquelle les parents des croisements disponibles sont monomorphes (ils ont tous la bande AB de $R_f = 0,30$) mais il n'y a guère de doute, compte tenu de l'observation des populations spontanées, que la situation est parallèle.

Nous ne reviendrons pas sur les méthodes relatives au locus AcP-A, pas plus que sur les analyses génétiques qui ont abouti à son identification, qui ont fait l'objet de publications antérieures (VALIZADEH, 1975 et 1977). C'est, par contre, de ce locus surtout qu'il sera question par la suite : les observations qui le concernent sont plus complètes et entraînent des arguments plus nombreux, ce qui est important, même si aucun de ces arguments n'est définitif par lui-même — et, en fait, à cause de cela.

Résultats et discussions

Dans un précédent article (VALIZADEH et VALDEYRON, 1978) nous avons rapporté quelques observations suggérant une variation clinale de la fréquence des allèles AcP-A₁₄₀ et AcP-A₂₀₀ : le premier n'a pas été trouvé dans les régions les plus septentrionales étudiées (bordure des Cévennes); sa fréquence augmente lorsque la latitude des prélèvements diminue pour atteindre 25 p. 100 pour un échantillon limité provenant d'Afrique du Nord : la fréquence du second varie en sens inverse. Les quatre autres allèles identifiés au même locus ne paraissent pas présenter de variation géographique régulière quant à leurs fréquences.

Devant une telle situation, on peut, d'une part, imaginer qu'un facteur écologique variant avec la latitude intervient pour fixer la fréquence; c'est l'attitude « sélectionniste ». On peut également penser, avec les « neutralistes », que chacune des populations originelles Nord et Sud a reçu l'un des deux allèles par hasard, le transfert des graines par les oiseaux qui peut certainement se faire, chez le Figuiers, à plusieurs centaines de kilomètres de distance (cf. VALDEYRON, 1967) étant responsable d'une égalisation des fréquences qui est en cours et dont nous sommes les témoins.

Une étude plus détaillée de certains des arbres qui avaient fourni les premiers résultats avait montré que l'allèle A₁₄₀ est associé à la précocité; A₂₀₀, au contraire,

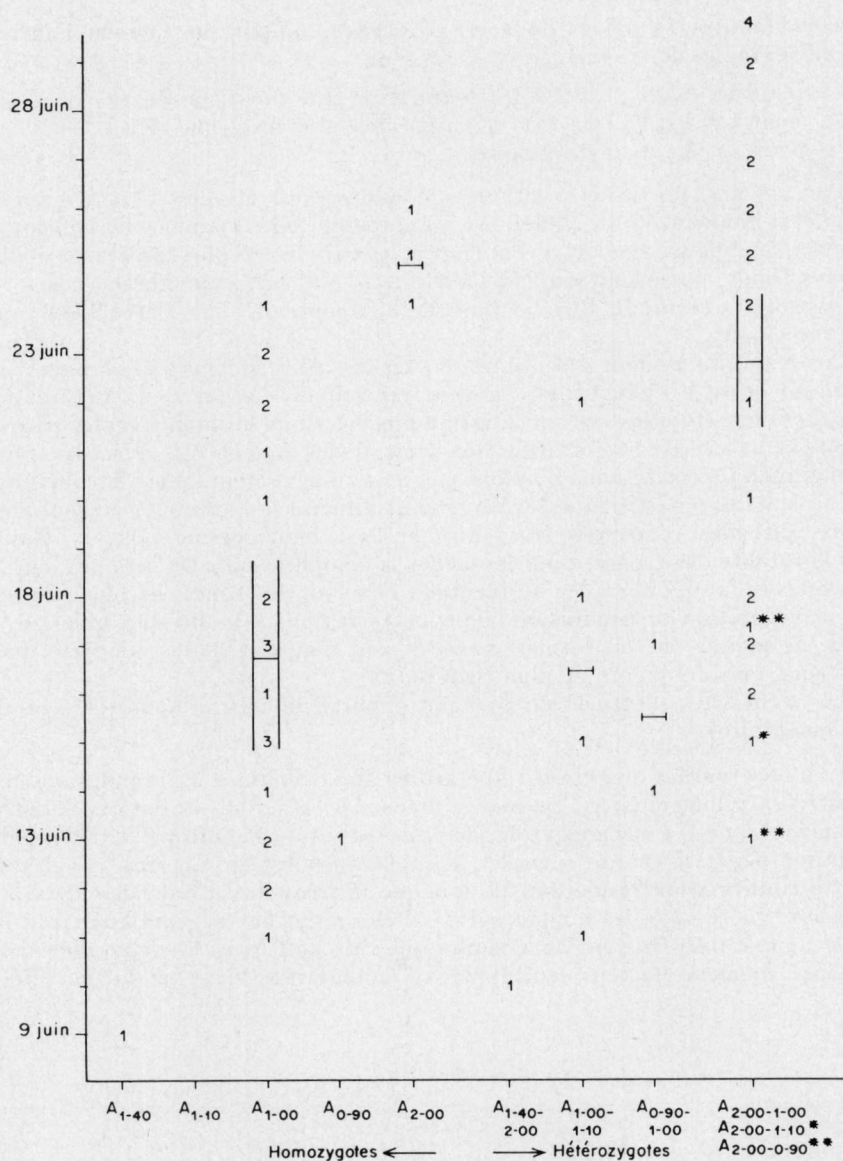


FIG. 1. — Précocité des figuiers domestiques de la population de Saint-Guilhem pour les différents génotypes au locus AcP-A

fait partie des génotypes des arbres les plus tardifs. La figure 1, qui porte sur 59 figuiers domestiques de la région de Saint-Guilhem, indique la méthode qui avait été suivie pour les populations spontanées : pour chaque ensemble d'arbres observé, un stade phénologique avait été choisi et la précocité de chaque arbre avait été déterminée par la date à laquelle ce stade était atteint. Pour l'ensemble des 186 arbres examinés dans des populations dans lesquelles les deux allèles existent,

les précocités des 15 arbres dont les génotypes comportent l'un ou l'autre des deux allèles ou les deux étaient :

- pour 10 $A_{200}A_{20}$, de 8 à 24 jours, avec une moyenne de 16;
- pour 4 $A_{140}A_{10}$, de 1 à 4 jours, avec une moyenne de 3;
- pour 1 $A_{140}A_{200}$, de 2 jours.

Par ailleurs, les variétés cultivées connues pour être les plus précoces ont A_{140} à l'état homozygote (« Madeline », « Lampeira » ou « Joanon ») ou hétérozygote (« Temri », où il figure avec A_{200}). Par contre, les variétés les plus tardives, originaires des pays froids, possèdent souvent l'allèle A_{200} , seul (« Vendangeuse ») ou à l'état hétérozygote (« Figue du Roi », « Blanche d'Argenteuil » et « Pasteillière » ont le génotype $A_{100}A_{200}$).

Ces résultats avaient été donnés en termes de fréquences alléliques. En les présentant selon les génotypes, on peut remarquer que les deux hétérozygotes $A_{140}A_{200}$ qui ont été observés ont la même précocité que les homozygotes pour A_{140} .

Sur la nature de l'association des deux allèles A_{140} et A_{200} avec une plus ou moins grande précocité nous n'avions pas de renseignements mais la cohérence de l'ensemble de la répartition observée rendait difficile de l'attribuer au seul hasard. La précocité des génotypes Nord-Africains est bien connue pour la majorité, sinon la totalité des espèces pour lesquelles la comparaison a pu être faite au Nord et au Sud de la Méditerranée occidentale. Dès lors, les froids les plus dangereux pour la végétation se produisant, dans cette région, à la fin de l'hiver, il était logique de penser que les formes précoces sont d'autant moins adaptées que ces froids sont plus fréquents et plus rigoureux.

Les recherches effectuées en 1978 ont apporté un certain nombre de résultats complémentaires.

1. L'observation d'environ 1 500 arbres appartenant à 17 populations réparties entre Barcelone et Nice a permis de préciser les résultats statistiques dont nous disposions. L'analyse mécanographique de ces résultats a confirmé l'existence d'une corrélation négative étroite entre les fréquences de A_{140} et A_{200} (tabl. 1). L'intérêt de cette confirmation réside dans le fait que la fréquence totale des deux allèles ne dépasse guère 0,30, les quatre autres allèles identifiés ne paraissant pas jouer un rôle comparable. On peut donc penser que s'il s'agit, pour les deux allèles, d'une sensibilité au même facteur écologique, ce facteur intervient de façon différente

TABLEAU I

	<i>AcP-A</i>		<i>Est-D</i>	<i>Got-B</i>	<i>Pox-C</i>	<i>Got-AB</i>
	A_{140}	A_{200}	D_2	B_2	C_2	AB_2
A_{140}	— 0,61**	+ 0,33	— 0,37		0,17	— 0,21
A_{200}		0,27	— 0,54*	— 0,20		— 0,32
D_2				— 0,13	— 0,13	— 0,24
B_2					— 0,16	— 0,17
C_2						0,17
AB_2						

* = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$ pour 15 d.d.l.

dans les deux cas (la température peut fort bien exercer un effet sélectif en tuant les plantules, d'une part, en vernalisant un organe, de l'autre). Le fait qu'il existe, au locus AcP-A, non pas un couple d'allèles, dont l'un serait sensible à un facteur écologique, la fréquence de l'autre s'en déduisant, mais six allèles, dont deux ont des fréquences qui réagissent à ce facteur, nous paraît ajouter du poids à l'hypothèse d'une intervention de ce locus lui-même dans les relations entre la plante et le milieu.

Une autre corrélation, moins significative mais nette existe entre les fréquences des allèles A_{200} du locus AcP-A et B_2 du locus Got-B. Ces deux corrélations nous ont

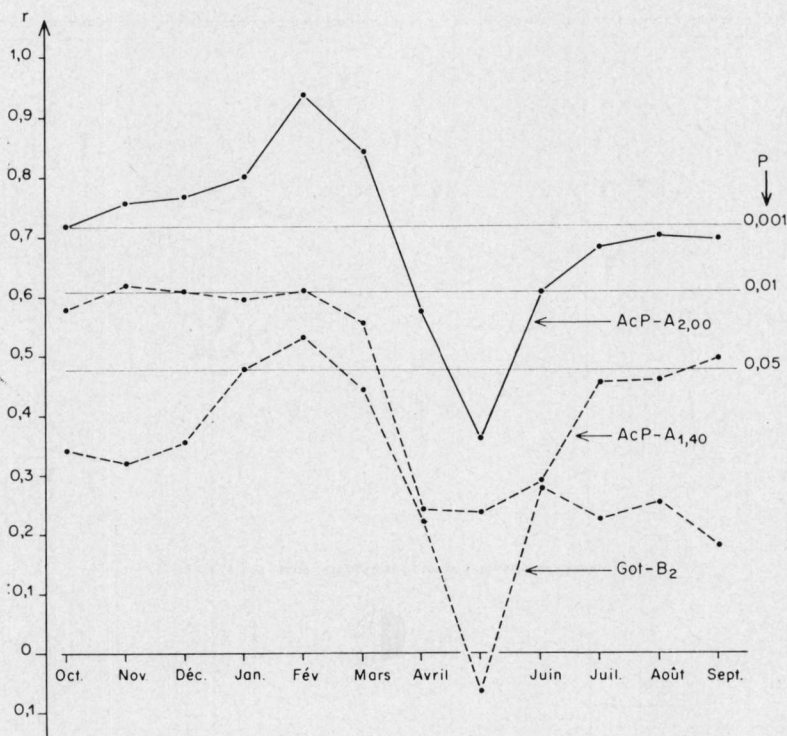


FIG. 2. — Corrélation entre les fréquences alléliques aux loci AcP-A et Got-B et les températures moyennes des différents mois de l'année dans les 17 populations naturelles étudiées

— — — — — corrélation positive
 corrélation négative

incités à rapprocher les fréquences des trois gènes : A_{140} , A_{200} et B_2 , dans les 17 localités où se trouvent les populations étudiées, des températures mensuelles moyennes de ces mêmes localités, relevées sur les cartes de l'Atlas climatique de l'Europe. Le résultat est donné par la figure 2 et il est particulièrement net, puisqu'une corrélation existe entre les fréquences de chacun de ces trois gènes et la température des mois de février et mars, ce que faisait prévoir notre hypothèse. La concordance de ces trois résultats (particulièrement ceux concernant les gènes A_{200} et B_2) n'est guère interprétable comme étant due au hasard.

Un troisième fait, très inattendu, résulte de l'étude statistique de nos résultats.

La comparaison des différents génotypes pour le locus AcP-A quant à leur fréquence selon la forme sexuelle fait apparaître une différence significative, encore que légère : l'allèle A_{140} est plus fréquent chez les figuiers domestiques, l'allèle A_{200} plus fréquent chez les caprifiguiers. Les gelées tardives, contre lesquelles il résulterait de ce qui précède que l'allèle A_{200} confère une certaine résistance, liée à la tardiveté, tendent à détruire les bourgeons à réceptacles qui passent l'hiver à l'état dormant à l'extrémité des rameaux. Or, ces bourgeons, dans le cas des caprifiguiers, sont destinés à donner les réceptacles de printemps, bourrés de blastophages et de pollen, qui jouent le rôle essentiel et, peut-être, le seul rôle

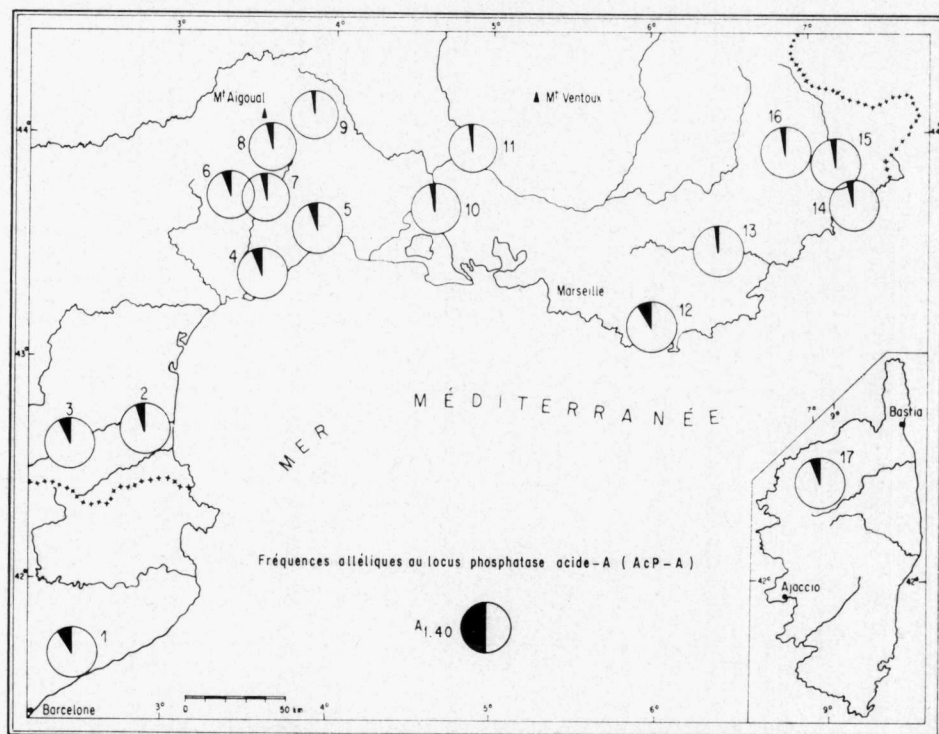


FIG. 3. — Fréquences de l'allèle AcP-A₁₄₀ dans les 17 populations naturelles de figuiers étudiées

dans la pollinisation alors que, chez le Figuier domestique, ils sont reproductivement inutiles, car les réceptacles qui en sont issus ne peuvent être fécondés et (hormis le cas des variétés cultivées parthénocarpiques et de quelques génotypes spontanés qui en sont dérivés, vraisemblablement) tombent avant d'atteindre le stade de la réceptivité. L'effet sélectif ne peut pas s'exercer au niveau de la fécondité des arbres adultes : les caprifiguiers n'interviennent pratiquement pas dans la production des graines (l'égalité des sexes dans les populations spontanées ne peut, d'ailleurs, s'expliquer autrement) et la forme sexuelle ne s'exprime probablement pas encore lorsque la jeune plantule est susceptible d'être endommagée par le froid. Le locus AcP-A étant statistiquement indépendant du sexe, on pourrait penser à une co-adaptation allélique du type de celle mise en évidence par CLEGG *et al.* (1972) chez l'Avoine.

2. L'hypothèse suivant laquelle la valeur adaptative du locus AcP-A serait liée à la précocité communiquée aux plantules par les allèles portés par ce locus nous a amenés à tenter de comparer les propriétés germinatives des graines suivant que l'embryon possède ou non l'un des allèles A_{140} et A_{200} dans son génotype. Un premier lot de graines provenait d'un arbre homozygote pour A_{140} de la région de Montpellier; les embryons contenaient donc tous A_{140} en un exemplaire au moins. Le deuxième lot provenait d'un arbre homozygote pour A_{200} d'une région où A_{140} est exceptionnel (Cévennes) et on peut penser que cet allèle était absent des embryons. La germination du premier lot se produisit plus rapidement, la différence

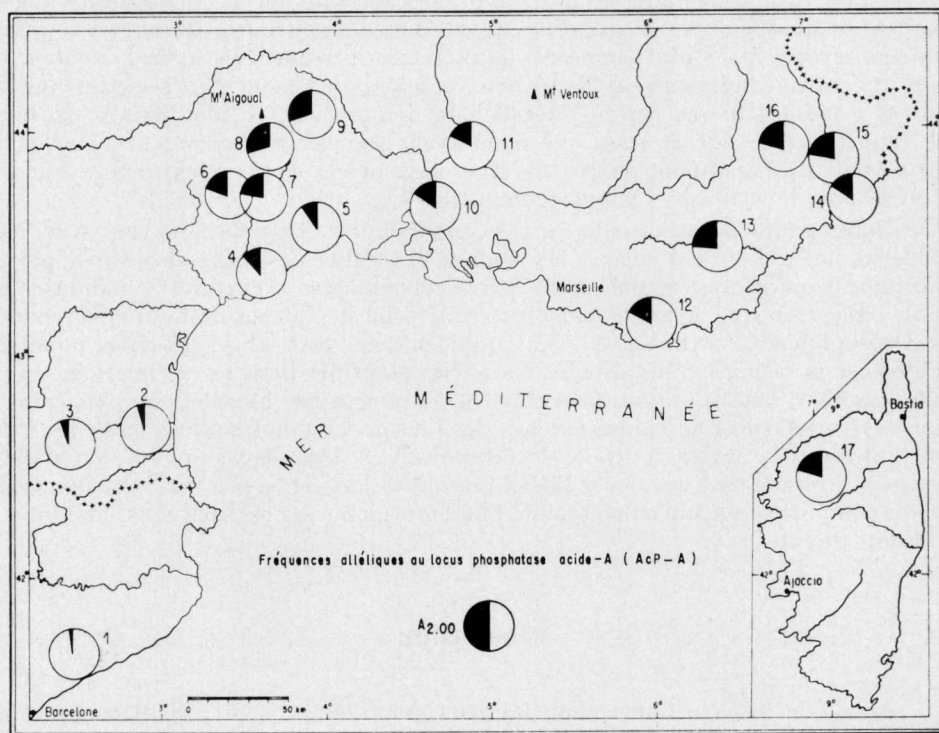


FIG. 4. — Fréquences de l'allèle AcP- A_{200} dans les 17 populations naturelles étudiées

de temps mis pour atteindre un stade repère déterminé étant de l'ordre de 3 jours au bout d'une semaine, de 5 jours après un mois.

Une critique à cette expérience est que les plantules du premier lot pouvaient comporter A_{200} , dont la fréquence, dans les environs de Montpellier, n'est pas négligeable mais on a vu que les premières observations semblent montrer que l'hétérozygote pour les deux allèles se comporte comme l'homozygote pour A_{140} . Une critique plus grave est que le « fond » génotypique des deux lots n'est pas le même. L'expérience est actuellement reprise avec du matériel mieux adapté.

3. L'idée d'une intervention, directe ou non, du facteur thermique suggère naturellement d'étudier l'action de la température sur la réaction catalysée par les gènes présents au locus AcP-A. Faute de connaître la nature exacte de cette

réaction dans les cellules, nous nous sommes contentés d'utiliser la réaction servant à la mise en évidence de l'activité de la protéine. L'extrait d'un hétérozygote $A_{140}A_{200}$ a été soumis à l'électrophorèse dans les conditions habituelles et les gels ont été incubés avec le substrat à des températures voisines de 0, 10, 20 et 30 °C. Après coloration, l'intensité des bandes a été mesurée au densitomètre. On a constaté que, si les activités des deux allèles sont très faibles à 0 °C alors qu'elles paraissent normales aux autres températures, leurs valeurs relatives restent sensiblement constantes. Ces résultats ne permettent donc pas de faire intervenir une action différentielle de ce facteur. L'expérience, toutefois, a révélé un fait intéressant : le pic correspondant à A_{140} est toujours beaucoup moins accentué que celui qui caractérise A_{200} ; cependant, le pic « hybride » (on sait que la phosphatase acide AcP-A est un oligomère, VALIZADEH, 1977), dont on pourrait s'attendre à ce qu'il ait une surface égale à la somme des deux autres si la molécule hybride avait une activité intermédiaire entre celle des deux parents, est à peine plus accentué que le pic A_{140} , indiquant une action interallélique importante. Il nous paraît légitime de rapprocher ce fait de celui que nous avons signalé précédemment : les deux génotypes $A_{140}A_{200}$ qui ont pu être observés avec précision ont une précocité qui ne diffère pas de celle de l'homozygote pour A_{140} .

Nous ignorons, redisons-le, le rôle métabolique exact de l'enzyme spécifiée au locus AcP-A. C'est d'ailleurs le cas pour la totalité des recherches sur le polymorphisme effectuées actuellement par électrophorèse d'extraits protéiques, la seule exception que nous connaissons étant celle des alcool deshydrogénases de la *Drosophile* (CLARKE, 1975). Tant qu'il en sera ainsi, il ne sera pas possible d'affirmer la responsabilité directe des allèles identifiés dans les corrélations qu'il est possible d'établir statistiquement. On ne pourra pas affirmer, en particulier, que ces corrélations ne traduisent pas des liaisons chromosomiques entre les loci portant ces allèles et les véritables loci responsables. Dans le cas présent, le parallélisme de l'interaction des deux allèles considérés lors de la réaction de coloration et du comportement phénologique de l'hétérozygote suggère, toutefois, une intervention directe.

Conclusion

Aucun des trois loci autres que les deux précédents et dont l'identification est achevée ne se comporte, *a priori*, de façon vraiment aléatoire. Ainsi, une estérase présente, elle aussi, un cline Nord-Sud lorsque l'on envisage la répartition des origines de la centaine de variétés cultivées qu'il a été possible d'analyser; l'un des allèles présents au locus Got-AB paraît avoir une certaine létalité, ce qui suggère que sa fréquence relativement élevée est due à un effet sélectif, tel que supériorité des hétérozygotes; enfin un locus codant pour deux peroxydases allozymes et lié au sexe paraît jouer un rôle important, encore qu'il ne soit pas compris pour le moment, dans la répartition des formes sexuelles (VALIZADEH, 1978). Il n'est donc pas illogique de répondre affirmativement à la question posée : le polymorphisme enzymatique a vraiment, dans un nombre non négligeable de cas, une importance adaptative chez le Figuier.

Sur la nature de cette importance, nous sommes loin d'être fixés. Le cas des phosphatases acides est l'un de ceux qui paraissent ouvrir d'assez larges perspectives aux recherches futures quant à l'adaptation au climat. Des résultats sont, dès maintenant, disponibles pour le Pin (BERGMANN, 1978) ou le Dactyle (LUMARET,

comm. pers.), pour prendre deux cas qui sont récemment venus à notre connaissance, sans que l'on puisse, bien entendu, dire qu'il s'agit de réactions métaboliques identiques à celles qui sont mises en jeu dans notre cas. Pour le Dactyle, il est possible que le mécanisme qui intervient soit plutôt en relation avec l'humidité du sol qu'avec la température. Du reste, même pour le locus AcP-A du Figuier, les chiffres recueillis au cours de ces deux dernières années n'ont pu être tous utilisés jusqu'ici et il est possible que certains d'entre eux demandent à être interprétés en tenant compte d'autres facteurs que la température, l'humidité, en particulier (on peut d'ailleurs prévoir, presque à coup sûr, une corrélation entre la fréquence de l'allèle A_{200} et la pluviométrie).

Il est cependant remarquable que le facteur thermique intervienne de façon aussi claire, même s'il n'intervient pas seul, pour deux des cinq loci identifiés et il est impossible de ne pas rapprocher ce fait de l'importance de ce facteur pour la répartition de l'espèce (VALDEYRON, 1967). La reproduction sexuée du Figuier suppose d'abord la présence du pollinisateur, dont l'aire de répartition actuelle ne s'étend guère hors de la région méditerranéenne. Toutefois, les graines produites dans cette région sont susceptibles d'être disséminées à de grandes distances, comme nous l'avons dit. Or, on ne trouve d'arbres issus de semis (dont l'existence est attestée par la présence de caprifiguiers, lesquels ne sont à peu près jamais reproduits végétativement au Nord de la Méditerranée) que dans les régions où les hivers sont suffisamment doux : en France, hors du midi méditerranéen, ils ne sont observés que dans les zones les plus tempérées de la cote atlantique. Dans la région toulousaine, par exemple, où le blastophage peut vivre, les caprifiguiers sont exceptionnels. Le Figuier spontané dans l'Hérault est pratiquement limité à l'altitude de 400 m. Ces deux faits s'expliquent assez bien si l'on prend en compte la sensibilité des *plantules* de figuier au froid. Le Figuier adulte, lorsque sa partie aérienne est détruite par les gelées tardives (cas de la plupart des arbres de plein vent pour les froids de février-mars 1963 dans la région de Montpellier), la reconstitue rapidement : 3 ou 4 ans y suffisent, en général. On comprend ainsi que des figuiers *issus de boutures* existent dans des régions, telles que celles de Toulouse ou de Paris, qui sont ou ont été productrices de figues, alors que les arbres issus de semis y sont très rares ou en sont absents.

Lors du « massacre » que doit représenter, dans toutes les régions et chaque année, la destruction par le froid des jeunes plantules qui ont germé à la suite des premiers réchauffements de la fin de l'hiver, des allèles qui interviennent soit dans la précocité soit dans la résistance au froid, comme le font, vraisemblablement, les gènes dont il a été question plus haut aux loci AcP-A et Got-B, ne peuvent que subir très fortement les effets de la sélection.

Le statut de locus polymorphe s'explique, dès lors, assez bien, dans le cas de AcP-A, par exemple. L'allèle associé à la précocité, A_{140} , est certainement très fortement contre-sélectionné par les froids tardifs et ceci d'autant plus que l'hiver est long (plus encore que rigoureux, ce qui est le cas de la région toulousaine). Par contre, la précocité qu'il communique à l'arbre le fait rechercher par les horticulteurs et ceci retentit de façon évidente sur les populations spontanées, largement alimentées en gènes à partir des cultures, du fait de la consommation des figues par les oiseaux; de plus, les graines des arbres les plus précoces sont, toutes choses égales, plus efficacement disséminées par les oiseaux et d'autant plus qu'ils sont rares, ce qui pourrait introduire un effet de sélection à coefficient variable. La sélection diversifiante n'est pas à exclure, si l'on considère la façon dont les figuiers spontanés se localisent dans les creux de rochers ou les fentes de vieux murs. Enfin, les interactions entre allèles demandent à être précisées et permettront

peut-être de mettre en évidence d'autres mécanismes de maintien du polymorphisme.

A vrai dire, le système génétique du figuier, végétal à longévité indéfinie, puissamment dispersé par graines et à allogamie quasi obligatoire, permet d'envisager toutes les raisons connues de maintien de la variabilité génétique, sans que ces raisons soient exclusives ou même, peut-être, possibles à distinguer les unes des autres. Que le hasard, sous la forme de la dérive génétique, joue également un rôle est bien certain; les premiers résultats de l'étude du polymorphisme enzymatique de l'espèce paraissent bien montrer qu'il n'intervient pas seul pour expliquer ce polymorphisme.

Reçu pour publication en mai 1979.

Summary

Adaptive role of the enzymatic polymorphism in the fig, Ficus carica L.

Five polymorphic loci have been identified in figs. They code for:

- an esterase (*Est-D*, with two allozymes),
- an acid phosphatase (*AcP-A*, six allozymes),
- a peroxydase (*Pox-C*, two allozymes),
- two glutamate oxaloacetate transaminase (*Got-B* and *Got-AB*, two allozymes each).

These have been studied by gel electrophoresis on about 400 progenies of controlled crosses (and their parents), 1 500 trees scattered in 17 populations and 100 cultivars.

It seems that all the alleles, at these loci, are more or less non randomly distributed. In the wild populations, the frequencies of two among the six *AcP-A* alleles and of the *Got-B* alleles are significantly correlated with the mean temperature of february. This might be due to their effect on the earliness of the plant, as young seedlings are very sensitive to the late frosts, frequent in south France and in neighbouring regions. The mechanisms which might be responsible for the maintenance of the polymorphism are discussed.

Références bibliographiques

- BERGMANN F., 1978. The allelic distribution at an acid phosphatase locus in *Picea abies* along similar climatic gradients. *Theor. appl. Genet.*, **52**, 57-64.
- CLARKE B., 1975. The contribution of ecological genetics to evolutionary theory: Detecting the direct effects of natural selection on particular polymorphic loci. *Genetics*, **79**, 101-113.
- CLEGG H. T., ALLARD R. W., 1972. Patterns of genetic differentiation in slender wild oats species, *Avena barbata*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **69**, 1820-1844.
- KRISTJANSSON F. K., 1963. Genetic control of two pre-albumins in pigs. *Genetics*, **48**, 1059-1063.
- MARSHALL D. R., ALLARD R. W., 1970. Maintenance of isozyme polymorphisms in natural populations of *Avena barbata*. *Genetics*, **66**, 393-399.
- POULIK M. D., 1957. Starch gel electrophoresis in a discontinuous system of buffers. *Nature*, **180**, 1477-1479.
- SCANDALIOS, J. G., 1969. Genetic control of multiple molecular forms of enzymes in plants: A review. *Biochem. Genet.*, **3**, 37-79.
- SELANDER R. K., SMITH M. H., YANG S. Y., JOHNSON W. E., GENTRY J. B., 1971. Polymorphism in *Peromyscus polionotus*. *Studies in genetics*, **11**, 49-90.
- VALDEYRON G., 1967. Sur le système génétique du Figuier, *Ficus carica* L. Essai d'interprétation évolutive. Extrait des *Annales de l'Institut national agronomique*, tome **5**, Paris, 167 p.
- VALDEYRON G., VALIZADEH M., 1976. L'identification variétale du figuier, *Ficus carica* L. par l'étude du polymorphisme enzymatique par électrophorèse. *C. R. Acad. Agric.*, **62**, 3, 170-175.

- VALIZADEH M., 1975. *Étude du polymorphisme enzymatique chez Ficus carica L. dans la région méditerranéenne*. Thèse de Docteur-Ingénieur, C.N.R.S., A.O. 12010, ronéo, Montpellier.
- VALIZADEH M., 1977. Esterase and acid phosphatase polymorphism in the fig tree (*Ficus carica* L.). *Biochem. Genet.*, **15** (11-12), 1037-1048.
- VALIZADEH, M., 1978 *Aspects génétiques, écologiques et agronomiques de l'étude de la variabilité des protéines chez les plantes supérieures. Cas de Ficus carica*. Thèse de Docteur d'État, présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, ronéo, Montpellier.
- VALIZADEH M., RIVALS P., VALDEYRON G., 1977. Utilisation du polymorphisme protéique pour l'étude des variétés de figuier (*Ficus carica* L.). *C. R. Acad. Agric.*, **63** (10), 647-655.
- VALIZADEH M., VALDEYRON G., 1978. Existence d'une relation entre les allozymes d'une phosphatase acide et la précocité de la fructification chez le figuier, *Ficus carica*. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **286**, 1881-1884.
-

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 29,7 avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque *mémoire*, on indiquera : — le titre du *mémoire*: il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — le nom des auteurs, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes; — le nom des techniciens ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de...; — le nom de l'établissement, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les *mémoires* seront rédigés, autant que possible d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* : (250 mots max.) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible; e) *discussion et conclusion*; f) *titre et résumé anglais* ou destinés à être traduits en anglais comportant une analyse complète de l'article; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds, les dons...; h) *références bibliographiques*.

Les *travaux originaux en anglais* doivent présenter la même composition que les *mémoires* rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très complet. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les autres documents (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les *références bibliographiques* doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les articles : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s); la date de parution de l'article; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C.N.R.S.*; le volume; la première et la dernière page de l'article.

Pour les ouvrages : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom; la date de l'édition; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine); le volume; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs; le nom de l'éditeur; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils seront envoyés soit à l'état définitif soit à l'état de projets, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I.N.R.A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit $\times 0,5$, soit $\times 0,25$.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : 12,5 × 19 cm; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos : 9 × 12; 4 photos : 9 × 5,5; 6 photos : 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. RIVES, I.N.R.A., 11, rue Jean-Nicot, 75007 Paris, France. On demande trois exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction à M^{me} MANDON, Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes, C.N.R.A., 78000 Versailles.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1979	France Prix T.T.C.	Étranger Prix Net	LE NUMÉRO	
			France Prix T.T.C.	Étranger Prix Net
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 n ^{os} par an	320 F	352 F	77 F	77 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 6 n ^{os} par an	320 F	352 F	77 F	77 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n ^{os} par an	250 F	276 F	77 F	77 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n ^{os} par an	250 F	276 F	77 F	77 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 n ^{os} par an	284 F	314 F	100 F	100 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 6 n ^{os} par an (*)	335 F	370 F	72 F	72 F

(*) Les abonnements aux Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique doivent être adressés à :
« Secrétariat des A.B.A.B.B., I.N.R.A., 78350 JOUY-EN-JOSAS »

APIDOLOGIE, 4 n^{os} par an — Abonnement : France : 80 F — Étranger sauf R.F.A. : 130 F
— Le numéro : France 25 F — Étranger sauf R.F.A. : 40 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Génétique et Amélioration de la vigne. 2^e Symposium international sur l'amélioration de la vigne. Bordeaux, 14-18 juin 1977. 472 p., 1978	230,00 F
Pays, Paysans, Paysages dans les Vosges du Sud, par le Groupe de Recherches I.N.R.A.-E.N.S.S.A.A. 192 p., 1978	55,00 F
Flore illustrée des Phanérogames de Guadeloupe et de la Martinique, par J. Fournet. 1652 p., 1978	300,00 F
Les Rongeurs de France. Faunistique et Biologie, par H. Le Louarn et M. C. Saint Girons. 164 p., 1977	80,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Privas N-19 et Notice explicative, par M. Bornand, J.P. Legros, J. Moineureau. 254 p. et une carte 1977	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Dijon O-12 et notice explicative, par J. Chrétien. 218 p. et une carte, 1977	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Condon H-21 et notice explicative, par J. Séguy. 152 p. et une carte, 1975	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Angoulême H-16 et notice explicative, par G. Callot. 171 p. et une carte, 1975	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Moulins L-14 et notice explicative, par J. Favrot. 177 p. et une carte, 1974	60,00 F
Carte pédologique de France à 1/100 000. Toulon P-23 et notice explicative, par J. Portier. 107 p. et une carte, 1974	60,00 F
Journées d'information sur l'alimentation azotée des animaux, Paris, 21-22 novembre 1973. 141 p., 1974	27,00 F
L'I.N.R.A. au service des Industries agricoles et alimentaires. Inventaire des Recherches. 266 p., 1974	38,00 F
Symposium international sur la conservation des grains récoltés humides, Paris, 5-10 mars 1973. 762 p., 1973	168,50 F
Le Pois. Étude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par R. Cousin. 111 p. et 140 fiches, 1974	168,50 F
Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par J. M. Gourreau. 223 p., 1974	95,50 F
Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par P. Augé, P. Allemand, R. Hamès. 144 p., 1973	63,50 F
Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 décembre 1972. 258 p., 1973	134,50 F
Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I.N.R.A.-C.N.R.S. 549 p., 1973	173,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I.N.R.A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U.N.E.S.C.O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.

TABLE DES MATIÈRES

A. GALLAIS. — Application du concept de valeur variétale à la théorie de la sélection de variétés synthétiques chez les diploïdes et les autopolyploïdes	III
P. AURIAU, P. PLUCHARD, T. CHAPUSET, P. TALLON. — Quel est l'avenir des blés hybrides?	131
G. SEIRLIS, A. MOURAS, G. SALETTES. — Tentatives de culture <i>in vitro</i> d'anthers et de fragments d'organes chez les <i>Prunus</i>	145
H. THIELLEMENT. — Cytoplasmic male sterility in <i>Vicia faba</i> L. IV. — A grand-mother effect (La stérilité mâle cytoplasmique chez <i>Vicia faba</i> L. IV. — Un effet grand-mère.)	163
A. CARBONNEAU. — Research on criteria and outlines of training systems for the grapevine. Extension to woody perennial plants (Recherches de critères et de profils de systèmes de conduite de la Vigne. Extension aux plantes ligneuses pérennes.)	173
E. GERMAIN. — Création, par hybridation, de variétés de Noyer (<i>Juglans regia</i> L.) associant une floraison tardive à une mise à fruit très rapide et une productivité élevée. Exposé d'une méthode	187
P. LECLERCQ. — La stérilité mâle cytoplasmique du Tournesol. II. — Influence de la génétique et du milieu sur la restauration de la fertilité	201
M. VALIZADEH, G. VALDEYRON. — Importance adaptative du polymorphisme enzymatique chez le Figuier (<i>Ficus carica</i> L.)	213

CONTENTS

A. GALLAIS. — Application of the concept of varietal ability to the selection theory of synthetics in diploids and autopolyploids	III
P. AURIAU, P. PLUCHARD, T. CHAPUSET, P. TALLON. — Have the hybrid wheats some chances in the future?	131
G. SEIRLIS, A. MOURAS, G. SALETTES. — <i>In vitro</i> culture of anthers and organ fragments of <i>Prunus</i>	145
H. THIELLEMENT. — Cytoplasmic male sterility in <i>Vicia faba</i> L. IV. — A grand-mother effect	163
A. CARBONNEAU. — Research on criteria and outlines of training systems for the grapevine. Extension to woody perennial plants	173
E. GERMAIN. — Breeding programme for late flowering, early bearing and high yielding walnut varieties (<i>Juglans regia</i> L.). Setting forth of a method	187
P. LECLERCQ. — Cytoplasmic male sterility in Sunflower. II. — Genetical and environmental effects on fertility restoration	201
M. VALIZADEH, G. VALDEYRON. — Adaptative role of the enzymatic polymorphism in the fig, <i>Ficus carica</i> L.	213

Les Annales de l'Amélioration des Plantes figurent dans Current Contents